

















406  
vrm

# Zeitschrift

für

## WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

**Carl Theodor v. Siebold** und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

**Albert v. Kölliker**

und

**Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen.

---

### Zweiundfünfzigster Band

Mit 37 Tafeln und 12 Figuren im Text.

---

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1891.





590.543  
Z47  
bd. 52  
1891

## Inhalt des zweiundfünfzigsten Bandes.

### Erstes Heft.

Ausgegeben den 5. Mai 1891.

	Seite
Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Von R. S. Bergh. (Mit Taf. I u. II.) . . .	1
Zu feineren Anatomie des großen Seepferdefußes. Von L. Sala. (Mit Taf. III—V.) . . . . .	48
Die Entwicklung der Testikel von <i>Fringilla domestica</i> von der Winterruhe bis zum Eintritt der Brunft. Von F. Etzold. (Mit Taf. VI.) . . . .	46
Bau und Entwicklungsgeschichte von <i>Pentastomum proboscideum</i> Rud. und <i>Pentastomum subcylindricum</i> Dies. Von C. W. Stiles. (Mit Taf. VII u. VIII.)	85
Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der <i>Anodonta piscinalis</i> . Von A. Goette. (Mit 8 Fig. im Text.) . . . . .	458

### Zweites Heft.

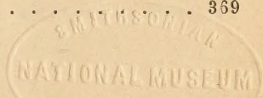
Ausgegeben den 7. Juli 1891.

Über die Entwicklung von <i>Hydra</i> . Von A. Bräuer. (Mit Taf. IX—XII.)	169
Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugethierspermatozoen. Von E. Ballowitz. (Mit Taf. XIII—XV.) . . . . .	217
Die Spongienfauna des rothen Meeres. Von C. Keller. II. Hälfte. (Mit Taf. XVI—XX.) . . . . .	294

### Drittes Heft.

Ausgegeben den 21. August 1891.

Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von <i>Triton</i> und <i>Ichthyophis</i> . Von R. Burckhardt. (Mit Taf. XXI u. XXII.) . . . . .	369
---	-----



Das Integument der Chitonen. Von J. Blumrich. (Mit Taf. XXIII—XXX u. 1 Figur im Text.) . . . . .	404
Über die zoologisch-systematische Bedeutung der Gehörorgane der Teleostier. Von H. v. Ihering. (Mit Taf. XXXI.) . . . . .	477

#### Viertes Heft.

Ausgegeben den 2. October 1891.

Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. I. Über Entstehung und sekundäres Wachsthum der Gehäuse einiger Süßwasserrhizopoden. Von L. Rhumbler. (Mit Taf. XXXII u. 2 Holzschn.) . . . . .	515
Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von <i>Tubularia mesembryanthemum</i> Allm. Von A. Brauer. (Mit Taf. XXXIII—XXXV.) . . . . .	551
Die Sinneskolben von <i>Haliclystus auricula</i> var. Von G. Schlater. (Mit Taf. XXXVI.) . . . . .	580
Über das Vaginulidengenus <i>Atopos</i> n. g. Von H. Simroth. (Mit Taf. XXXVII u. 1 Holzschn.) . . . . .	593



# Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden.

## II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen.

Von

R. S. Bergh.

---

Mit Tafel I und II.

---

### Einleitung.

Seit Jahren liegt mir die Verpflichtung auf, Näheres über die Differenzirungsvorgänge im Keimstreifen der Blutegel zu berichten. Denn in meiner Schrift über die Metamorphose von *Aulastoma gulo*<sup>1</sup> habe ich nur ziemlich summarisch mitgetheilt, dass das ganze primitive Hautsystem (Epidermis und ursprüngliche Muskulatur) außerhalb des definitiven Blutegelkörpers zu Grunde geht, und dass sich innerhalb jenes eine neue Epidermis und Muskulatur aus dem Material des Keimstreifens bilden; eben so berichtete ich damals, dass sich die Bauchkette ganz und gar aus dem Material des Keimstreifens entwickelt ohne Be-theiligung der primitiven Epidermis. Über die näheren Vorgänge dabei theilte ich damals nichts mit — aus guten Gründen. Es war mir nämlich damals noch nicht hinreichend klar geworden, wie sich die verschiedenen Theile, die den Keimstreifen zusammensetzen, bei der Bildung der Schichten und Organe verhalten.

Seit der Zeit bin ich jedes Jahr von Zeit zu Zeit wieder auf diese Sache zurückgekommen; aber erst in diesem Jahre gelang es mir hauptsächlich auf Grund der inzwischen für die Regenwürmer gewonnenen und im ersten dieser »Beiträge«<sup>2</sup> mitgetheilten Erfahrungen auch über die Schichtenbildung im Keimstreifen der Blutegel einigermaßen klar zu werden. Die Befunde bei den Regenwürmern bildeten jetzt einen Leitfaden, der mich, wie ich glaube, auf den richtigen Pfad auch im viel

<sup>1</sup> Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. VII. 1885. p. 234 ff.

<sup>2</sup> Diese Zeitschr. Bd. L. 1890. p. 469 ff.



schwierigeren Gebiete der Keimstreifendifferenzirung der Blutegel führte. Nach Fertigstellung der eben erwähnten Arbeit untersuchte ich wieder theils meine alten Präparate (behandelt entweder mit Pikrinschwefelsäure oder mit Sublimat), theils präparirte und untersuchte ich neue Embryonen sowohl von Clepsine wie von den Kieferegeln (*Aulastoma*, *Nephelis*) nach derselben Methode, die ich für *Lumbricus* angegeben habe (FLEMMING'sche Flüssigkeit, Platinchlorid). Die Ergebnisse, zu denen ich solchermaßen gekommen bin, lege ich in diesem Schriftchen vor. Sie betreffen keineswegs die ganze Organogenese; große Abschnitte davon, z. B. die Entstehung des Gefäßsystems und der Leibeshöhle, die Genese der Geschlechtsorgane sind gänzlich unberücksichtigt geblieben; Anderes (wie die Genese der Nephridien) wird nur flüchtig berührt werden. Hauptsächlich wird nur die Bedeutung der fünf Zellreihen, die jede Hälfte des Keimstreifens zusammensetzen, sowie die Genese der Bauchkette behandelt werden.

Zur Einleitung seien nur in aller Kürze nochmals die früheren Berichte der Autoren über die hier zu erörternden Vorgänge erwähnt. Der erste Verfasser, der die wahre Zusammensetzung des Keimstreifens der Blutegel erkannte, war METSCHNIKOFF. In einer kleinen vorläufigen Mittheilung<sup>1</sup> beschrieb er ihn bei Clepsine als aus drei Schichten zusammengesetzt: 1) aus einer dünnen Epidermis, 2) aus einer jederseits von vier Zellreihen bestehenden mittleren Schicht, die ganz in die Bildung des Nervensystems aufgehen sollte, 3) aus einer tieferen Schicht, die einen Spaltungsprocess durchmachen sollte, und die er nach seinen weiteren Angaben für identisch mit dem mittleren (und inneren?) Keimblatt halten musste.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie METSCHNIKOFF gelangte auch WHITMAN in seiner ersten Arbeit über Clepsine<sup>2</sup>. Der Unterschied war hauptsächlich der, dass WHITMAN das Entoderm aus den großen dotterreichen Zellen herleitete. In einer späteren Schrift<sup>3</sup> gelangte WHITMAN in der Erkenntnis der Bedeutung der vier oberen Zellreihen des Keimstreifens um einen erheblichen Schritt weiter, indem er jetzt einsah, dass sie nicht alle in die Bildung der Bauchkette eingehen, sondern nur die der Medianlinie zunächst liegende (I), die desshalb Neuralreihe ge-

<sup>1</sup> Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger niederen Thiere. Bulletin de l'académie impér. de St. Pétersbourg. Tom XV. 1874. p. 505—506.

<sup>2</sup> The Embryology of Clepsine. Quart. journ. of microsc. science. Vol. XVIII. N. S. 1878. p. 245 ff.

<sup>3</sup> A contribution to the history of the Germ-layers in Clepsine. Journ. of Morphology. Vol. I. 1887. p. 105 ff., vgl. auch die vorläufige Mittheilung im Zool. Anzeiger. Nr. 248. 1886. p. 171 ff.

nannt wurde. Dies wurde bald von WILSON und von mir für *Lumbricus* bestätigt, wie ich es denn auch in dieser Arbeit für die Blutegel durchaus bestätigen werde. Die zwei mehr lateral liegenden Zellreihen (*II* u. *III*) ließ WHITMAN jetzt in die Bildung der Nephridien aufgehen (»Nephridialreihen«); von der äußersten (*IV*) sprach er sich nicht bestimmt aus, vermuthete aber, dass sich aus derselben Muskelgewebe entwickle.

Wie gesagt ist der erste Punkt der Darstellung WHITMAN's vollkommen richtig, und es ist desshalb zu bedauern, dass diese Sache kürzlich wieder durch APATHÝ<sup>1</sup> in Konfusion gebracht werden konnte. Der soeben genannte Autor gab in einem vorläufigen Bericht kurz an, dass alle die drei inneren Zellreihen (*I—III*) in die Bildung der Bauchkette aufgehen, wobei jede ihre eigenthümliche Rolle zu spielen hat (vgl. hierüber die Einleitung zu Nr. I. dieser Beiträge, p. 474); aus der lateralen Reihe (*IV*) soll sich die Längsmuskulatur (!) entwickeln. Eine ausführliche Arbeit, die APATHÝ in Aussicht stellt, ist mir nicht zu Gesicht gekommen<sup>2</sup>.

Vor wenigen Jahren erschien noch eine Arbeit über die Entwicklung von *Clepsine* von J. NUSBAUM<sup>3</sup>. Ich verzichte darauf eine Kritik dieser Arbeit zu liefern, da eine solche schon von WHITMAN gegeben wurde, die ich ganz unterschreiben kann. Die genannte Arbeit gehört in dieselbe Kategorie wie die beiden früheren Abhandlungen über denselben Gegenstand von C. K. HOFFMANN, und wird es richtig sein, von solchen Leistungen abzusehen, um nicht Anderen und sich selbst Zeit zu verschwenden.

### Untersuchungen.

4) *Clepsine*. Bekanntlich sind die beiden Hälften des Keimstreifens bei *Clepsine* ursprünglich weit von einander getrennt und vereinigen sich erst nach und nach in der ventralen Medianlinie. In

<sup>1</sup> Nach welcher Richtung muss die Nervenlehre reformirt werden? Biol. Centralblatt. Bd. IX. 1889. p. 603.

<sup>2</sup> In einer anderen Schrift (Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel, Bd. VIII, 1888, p. 155) theilt APATHÝ mit Bezug auf den Umfang seiner embryologischen Studien mit, »er habe die Entwicklung, und zwar in ihrem ganzen Verlaufe bei allen aufgezählten *Clepsine*-Arten (sechs Stück!), bei *Nephelis octoculata*, *Aulastoma gulo* und *Hirudo medicinalis* beobachtet«. Schade, dass bei dieser geradezu erstaunlichen Quantität der Untersuchung die Qualität der Ergebnisse so ausfallen musste, wie sie nach dem, was bis jetzt vorliegt, scheint ausgefallen zu sein.

<sup>3</sup> Recherches sur l'organogénèse des Hirudinées. Arch. Slaves de Biologie. Tom. I (Extrait). Paris 1886.

solchen jüngeren Stadien, wo sie noch nicht vollständig, aber doch in ihrer größten Ausdehnung mit einander verbunden sind, lassen sich die verschiedenen Schichten und Zellreihen sehr leicht unterscheiden (Fig. 4). Die äußerste Schicht wird von der dünnen Epidermis (*ep*) gebildet; innerhalb derselben liegt an der Mittellinie und sich von hier aus eine Strecke weit lateralwärts verbreiternd eine aus wenigen größeren Zellen gebildete Schicht; gewöhnlich besteht sie im Querschnitt aus vier oder fünf Zellen jederseits (*I—IV*). Am auffälligsten sind die sehr großen Zellen, die der Mittellinie am nächsten gelegen und der Neuralreihe angehörig sind (*I*). Man trifft dieselben in den Schnitten entweder einfach oder (wie in Fig. 4 rechts) in Theilung begriffen. Solche Theilungen, deren Theilungsebene der Längsrichtung des Keimstreifens parallel ist, sind gewöhnlich ungleich, so dass die große Zelle eine kleinere medianwärts (oder seltener lateralwärts) sprosst; eine solche Zellknospung hat übrigens schon WHITMAN in der Fig. 45 (Pl. V) seiner späteren Arbeit dargestellt. — Lateral finden sich in den Schnitten jederseits drei ansehnliche Zellen (*II—IV*), die gewöhnlich nach außen konvex vorspringen, nach innen mehr abgeplattet sind. Diese drei Zellreihen zusammen können wir ihres weiteren Schicksals wegen als äußere Muskelplatten bezeichnen. WHITMAN meinte bei einer von ihm untersuchten Clepsine-Art chemische Unterschiede zwischen den Reihen *II* und *III* einerseits und der Reihe *IV* andererseits nachweisen zu können, indem sich die beiden erst genannten Reihen durch Osmiumbehandlung dunkler färben; das Protoplasma soll nämlich Körner enthalten, die in Osmiumsäure eine sehr dunkle Färbung annehmen. Bei der von mir untersuchten Art (*Cl. heteroclita*) konnte von einem derartigen Unterschied nichts wahrgenommen werden, trotzdem die Eier mit FLEMING'scher Lösung, die ja auch Osmiumsäure enthält, getödtet wurden. Bisweilen (aber durchaus nicht konstant) fand ich zwar die Zellreihen *II* und *III* etwas mehr von Dotterkörnern überladen als die Reihen *I* und *IV* (in solchen Fällen waren die in den Reihen *II* und *III* enthaltenen Dotterkörner sowohl zahlreicher wie auch größer als in *I* und *IV*). Wie gesagt ist aber dies durchaus nicht konstant (wie auch aus Fig. 4 u. 2 zu ersehen), und ein Unterschied in der Färbung der Körner oder des Protoplasma war durchaus nicht vorhanden. — Innerhalb der eben erwähnten Schicht (Neuralreihen + äußeren Muskelplatten) liegt eine an den Seiten dickere, in der Mitte dünnere Zellmasse, die das sog. Mesoderm (innere Muskelplatten) darstellt, und innerhalb desselben erscheinen die großen, zahlreiche Kerne enthaltenden und von größeren und kleineren Dotterkörnern erfüllten Entodermzellen. Ganz lateral, außerhalb der Reihe *IV* der



mittleren Schicht liegen Epidermis und »Mesoderm« einander unmittelbar an, noch weiter lateralwärts berühren sich die Epidermis und die dotterreichen Entodermzellen.

Der in Fig. 4 dargestellte Schnitt ist durch die vordere Region des Keimstreifens eines jüngeren Embryo geführt. In Fig. 2 ist ein Schnitt durch die hintere Region des Keimstreifens eines etwas älteren Embryo abgebildet. Wie ersichtlich, sind die Verhältnisse hier etwas modificirt. Die noch sehr jugendlichen Zellen der Neuralreihen erscheinen zwar noch in derselben Gestalt wie früher (hier sogar, in der hinteren Region des Embryo eine ganz einfache Reihe jederseits bildend, in Fig. 2 erscheinen also nur zwei denselben angehörige Zellen); sie sind sehr groß, rundlich abgeplattet und in das »Mesoderm« vorspringend. Die den Zellreihen II—IV angehörigen Zellen weisen dagegen ein verändertes Aussehen auf. Erstens ist ihre Zahl vergrößert: statt drei Zellen jederseits treffen wir meistens vier bis fünf, und an einzelnen Stellen sind sie über einander geschichtet. Dann ist auch ihre Gestalt verändert: sie springen nicht mit starker Konvexität in die überliegende Epidermis vor, sind aber abgeplattet und ziemlich stark ausgezogen quer zur Längsrichtung des Keimstreifens. In dem betreffenden Embryo sind diese Zellreihen (II—IV) stärker von Dotterkörnern erfüllt als irgend welche andere Elemente, die großen Entodermdotterzellen ausgenommen; sowohl die Epidermis wie die Zellen der Neuralreihen und der inneren Muskelplatten sind relativ arm an Dotterkörnern. In der Epidermis lassen sich noch nicht (eben so wenig wie in Fig. 4) Zellgrenzen deutlich nachweisen; die Anzahl der Elemente der inneren Muskelplatten ist erheblich vermehrt, sonst zeigen sich aber bemerkenswerthe Veränderungen in dieser Schicht noch nicht.

In Fig. 3 habe ich noch einen Theil eines Querschnittes durch den vorderen Theil des Keimstreifens eines Embryo von etwa demselben Alter (wie Fig. 2) abgebildet. In dieser Figur zeigte sich im Vergleich zu den vorhin untersuchten Stadien eine bedeutende Anzahl erheblicher Veränderungen. Um die Kerne in der Epidermis hat das Protoplasma angefangen sich in deutliche Zellen abzugrenzen; die Zellen der Neuralreihen haben sich stark vermehrt und bilden somit eine ansehnliche Neuralplatte (*n*), die in der Mittellinie dünner, seitlich viel dicker ist und noch weiter lateralwärts wieder verjüngt wird. Die Zellen der äußeren Muskelplatten haben sich noch weiter vermehrt und sind zum Theil noch länger und schmaler geworden, auch zeigen sie sich in mehreren Schichten geordnet; nur in der äußersten Schicht haben die Zellen noch eine erhebliche Dicke, und hier finden oft Theilungen statt, gewöhnlich in der Richtung wie in der Fig. 3 abgebildet. In späteren

Stadien sind die Zellen dieser Schicht zu langen, quergelagerten Faserzellen geworden, und es zeigt sich also jetzt zwischen Epidermis und »Mesoderm« eine deutliche Schicht von Ringmuskelfasern eingelagert.

Zu der Bildung der Nephridien haben die äußeren Muskelplatten keine Beziehung. Jene Organe entstehen im Gegentheil aus der äußersten Schicht der inneren Muskelplatten. In Fig. 3 ist die sehr helle Zellgruppe (*s*) mit den dunkel gefärbten Kernen eine junge Nephridialanlage; sie hat mit den nach außen liegenden Schichten nichts zu thun; denn Einstülpungen oder Einwucherungen derselben in die inneren Muskelplatten hinein kommen in diesen Stadien niemals vor. Ich muss also die Ergebnisse WHITMAN's bez. der Entstehung der Nephridien bestimmt in Abrede stellen, wobei noch zu bemerken ist, dass sich aus WHITMAN's Angaben nicht ersehen lässt, ob die Anlagen, die er als junge Nephridien darstellt, überhaupt solche sind, oder ob er die zwischen den besagten Organen und der Epidermis liegende jugendliche Ringmuskelschicht übersehen hat. Während nach WHITMAN das Protoplasma der jungen Nephridialzellen ganz dunkel gefärbt sein soll, finde ich es eben sehr hell, und nur die Kerne färben sich in Hämatoxylin tiefer als die meisten sonstigen vorkommenden Zellkerne. Übrigens ist es nicht meine Absicht auf die Entwicklung der Nephridien näher einzugehen, da ich dieses Thema für die Regenwürmer zweimal eingehend behandelt habe<sup>1</sup>, und weil für das Studium dieses Gegenstandes Clepsine nach meinen Erfahrungen ein recht ungünstiges Objekt ist.

Von einer Theilnahme der Epidermis an der Bildung der Bauchkette habe ich bei Clepsine nichts gefunden; ich habe ausdrücklich meine Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gerichtet, indessen war das Resultat ein gänzlich negatives.

Um zusammenzufassen: Bei Clepsine, wo die ursprüngliche Epidermis in die definitive Oberhaut umgewandelt wird, entwickeln sich die vier Zellreihen, die jederseits die mittlere Schicht des Keimstreifens bilden, folgendermaßen: die medial gelegene Reihe (*I*) geht ganz in die Bildung der Bauchkette auf; die drei mehr lateral gelegenen (*II—IV*) bilden die Ringmuskulatur und haben zu den Nephridien keine Beziehung. Letztgenannte Organe (d. h. die Schlingentheile derselben) entstehen in den inneren Muskelplatten (dem Mesoderm).

<sup>1</sup> l. c. und: Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei Criodrilus. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. VIII. 1888. p. 223 ff.

2) *Aulastoma*. Der junge Keimstreifen von *Aulastoma* weist ganz dieselben Bestandtheile auf, wie derjenige von *Clepsine*: er besteht, innerhalb einer dünnen Epidermisschicht, jederseits aus vier mehr oberflächlichen Zellreihen und einer ebensolchen tiefer gelegenen, die hinten von ebenso vielen Urzellen (Teloblasten) ausgehen und entstehen. Ich fange meine Schilderung mit dem Stadium an, wo die beiden Hälften des Keimstreifens sich eben in der ventralen Medianlinie mit einander vereinigt haben, was bei *Aulastoma* bekanntlich sehr frühzeitig geschieht. Innerhalb der provisorischen Epidermis (*ec*) — der hier und da provisorische Quermuskeln (*m*) dicht angelagert sind — verlaufen die zehn Zellreihen gerade nach vorn; besonders die äußerste Reihe (*IV*) ist gewöhnlich von den anderen recht deutlich (oft durch einen kleinen Zwischenraum) unterschieden. In Fig. 4—6 sind drei Querschnitte durch die hintere Region solcher jungen Keimstreifen dargestellt (das Stadium ist etwa dasselbe, wie das in Fig. 3, 8, 14 meiner früheren *Aulastoma*-Arbeit dargestellt). In den beiden ersten Figuren (4 u. 5) ist die Schichtenbildung außerordentlich deutlich. Dicht innerhalb der provisorischen Hülle (*ec*, *m*) finden wir eine einfache Zellschicht; dieselbe besteht in Fig. 4 aus neun Zellen, indem eine Zelle gerade in der Medianlinie liegt, dieselbe stammt wahrscheinlich von der rechten oder von der linken Neuralreihe ab. Die betreffende Zelle liegt etwas tiefer als die übrigen Elemente der erwähnten Schicht und bildet den Boden einer medianen Rinne, die wir auch in den im Folgenden zu erwähnenden Schnitten wiederfinden, so z. B. in Fig. 5. Hier besteht die erwähnte Schicht aus zehn Zellen; die mittleren sind eingesenkt und bilden den Boden der Rinne. In dem Schnitt (Fig. 5) ist die Reihe *IV* jederseits durch einen kleinen Zwischenraum von der Reihe *III* getrennt, während in Fig. 4 die Schicht ganz kontinuierlich ist<sup>1</sup>. In den beiden Fig. 4 und 5 sind die tiefer gelegenen Reihen (die inneren Muskelplatten oder Mesodermstreifen, *my*) weit von einander getrennt, und es ist ersichtlich, dass die Zellen, die die mediane Rinne begrenzen, der mehr oberflächlichen Schicht des Keimstreifens angehörig sind. Nicht immer liegen indessen die Verhältnisse, die an den Schnitten zu beobachten sind, ganz so klar. So finden sich in Fig. 6 an der Medianlinie zwei tiefer gelegene Zellen, die von der Oberfläche des Keimstreifens ausgeschlossen sind. Man könnte geneigt sein, dieselben als dem »Mesoderm« angehörige Zellen zu betrachten; ich vermute jedoch, dass sie von Zellen der Neuralreihen abstammen. In demselben Schnitt

<sup>1</sup> Zum Zwecke des Deutlichmachens meiner Ansicht über die Herkunft der in diesen Schnitten vorkommenden Zellen habe ich an der einen Hälfte jeder dieser Figuren die Zahlen I—IV angebracht,



findet sich eine gerade außerhalb der erwähnten Zellen liegende Zelle, die in einer schräg zur Oberfläche vorgehenden Theilung begriffen ist; die tieferen Zellen hätten sehr wohl durch solche Theilungen der Zellen der Neuralreihen ihren Ursprung nehmen können. Beweisen kann ich das freilich nicht. Solche Theilungen finden sich nicht selten in den Neuralreihen, als Anzeichen, dass Wucherungen nicht nur in der Längsrichtung stattfinden. — Auch in Fig. 6 ist die Reihe *IV* jederseits von *III* durch einen Zwischenraum getrennt.

Wenden wir uns nun zu dem Stadium der Entwicklung des Keimstreifens, wo die Segmentirung anfängt deutlich zu werden, ein Stadium, das ich wegen seines Habitus als strickleiterförmiges (vgl. weiter unten) bezeichnen will (in Fig. 20 ist ein Stück eines solchen Keimstreifens bei schwacher Vergrößerung dargestellt), und analysiren wir einige Schnitte durch solche Keimstreifen, wie Fig. 7—12, die einer und derselben Serie, Fig. 13—15, die einer anderen Serie entnommen sind. Beachten wir zunächst die Zellreihen *II*—*IV* und die in ihnen vorkommenden Zelltheilungen. Die Reihen sind wegen reichlicher Vermehrung ihrer Elemente gewöhnlich nicht ganz scharf von einander zu unterscheiden (nur in Fig. 15 steht an der einen Seite die Reihe *IV* von *III* durch einen kleinen Zwischenraum ab). Die Zelltheilungen finden in diesen Reihen nicht nur in der Längsrichtung des Keimstreifens statt (wodurch der Keimstreifen an Länge zunimmt), sondern auch in der Querrichtung (wie in Fig. 14 und 15), hierdurch wird jede ursprüngliche Zellreihe nach und nach in ein mehrreihiges Gebilde umgewandelt, dabei verschwinden wie gesagt die Grenzen zwischen den einzelnen dieser Zellreihen. Aber es kommen auch noch Theilungen in einer dritten Richtung vor, nämlich schräg zur Oberfläche des Keimstreifens. In den Reihen *II* und *IV* habe ich solche Theilungen zu wiederholten Malen beobachtet, und sie in Fig. 7, 8 und 14 (bei *z*) dargestellt; in der Reihe *III* erinnere ich mich nicht solche beobachtet zu haben, kann aber trotzdem kaum daran zweifeln, dass sie auch dort auftreten. Durch diese Theilungen werden einige Zellen in die Tiefe geschoben und werden zwischen der oberen Schicht des Keimstreifens und den inneren Muskelplatten eingelagert. So sieht man beispielsweise in Fig. 14 sehr deutlich, wie die eine Theilhälfte von *z* unter einer anderen Zelle hineingeschoben wird, die übrigens auch in Theilung (quer zur Längsrichtung des Keimstreifens) begriffen ist. In Fig. 9 sind wahrscheinlich die beiden mit *z* bezeichneten Zellen durch eine solche schräge Theilung aus einer einzigen entstanden. — Theilungen ganz parallel zur Oberfläche fand ich niemals, trotzdem auch danach gesucht wurde.



Die in dieser Weise in die Tiefe geschobenen Zellen vermehren sich und breiten sich innerhalb der oberen Schicht aus. Nur selten finde ich sie während der zunächst folgenden Periode eine ganz kontinuierliche Schicht bildend wie in Fig. 46 (*rm*), die einen Schnitt durch einen ungewöhnlich gedrunghenen Keimstreifen darstellt, dessen Breitenwachsthum bedeutend geringer als gewöhnlich gewesen war. In der Regel findet man die erwähnten Zellen mehr vereinzelt zwischen der äußeren und inneren Schicht liegend (Fig. 40, 44 *rm*). Sie nehmen bald Spindelform an, indem sie sich in die Länge strecken und zwar quer zur Längsrichtung des Keimstreifens, wie aus den Figuren ersichtlich. Indem dieses Längenwachsthum noch weiter fortschreitet und indem die Zellen schließlich durch Vermehrung und Längsstreckung eine kontinuierliche Schicht bilden, geben sie der Ringmuskulatur Ursprung (Fig. 42 *rm*).

Was wird aber aus der äußersten Zellschicht (der Reihen II—IV) nach Abgabe der erwähnten muskelbildenden Zellen? Dieselbe geht in die Bildung der neuen, definitiven Epidermis auf. Ich denke, dass dieses Ergebnis aus einem Vergleich der in den Figuren abgebildeten Schnitte unter einander zur Genüge hervorgehen wird (besonders aus Fig. 40—42). Die Zellen dieser Schicht werden nach und nach höher und bilden schließlich ein schönes typisches Cylinder-epithel.

Schon früher habe ich mich dahin ausgesprochen, dass die bleibende Epidermis der Kieferegel aus dem Material des Keimstreifens hervorgeht, und dass die provisorische Ektodermhülle an der Bildung jener keinen Antheil nimmt. Diese Angabe hat bei den Fachgenossen meistens nur Zweifel und Misstrauen erweckt; ein Autor der HAECKEL'schen Schule meinte sich sogar darüber lustig machen zu können. Nach meinen neuen Beobachtungen vermag ich diesen Zweifeln und diesem Verdächtigmachen meines früheren Resultats keine Koncession zu machen, sondern halte meine Behauptung in ihrem ganzen Umfange aufrecht und präcisire jetzt nur die Sache folgendermaßen: aus den Zellreihen II—IV entsteht — nach Abgabe einiger zur Bildung der Ringmuskulatur bestimmten Zellen — die ganze definitive Epidermis des Rumpfes der Kieferegel.

WHITMAN wollte, wie erwähnt, die Nephridien aus diesen Zellreihen herleiten. Auch für die Kieferegel trifft das nicht zu. Zwar entsteht bei den Blutegeln das Epithel der kontraktiven Endblasen der Nephridien durch Einstülpungen der (definitiven) Epidermis, also in letzter Instanz aus den Zellreihen II—IV. Diese Endblasen sind aber accessorische Gebilde, die erst in verhältnismäßig späten Stadien ent-

stehen<sup>1</sup>, sich sekundär mit den Schlingentheilen der besagten Organe vereinigen und in den Nephridien z. B. der Regenwürmer kein Homologon haben. Und die Schlingentheile der Nephridien entstehen auch bei den Kieferegeln in den inneren Muskelplatten (Mesoderm).

Wie APATHÝ dazu kommen konnte, die Reihen *II* und *III* in die Bildung des Nervensystems hineinzuziehen und die Reihe *IV* in die Bildung der Längsmuskulatur aufgehen zu lassen, ist mir vollkommen unverständlich. Es ist in dem, was uns dieser Verfasser über die Entwicklung dieser drei Zellreihen mitgetheilt hat, kein richtiges Wort enthalten. —

Wenden wir uns jetzt zur Entwicklung der medial gelegenen Zellreihe (*I*), der Neuralreihe. In den Stadien, die wir schon oben betrachteten, hatte sich durch Vertiefung des medianen Theils der oberen Schicht des Keimstreifens eine Neuralrinne gebildet, und diese finden wir auch noch in späteren Stadien wieder (Fig. 8, 9, 13). Durch die Rinne wird die Anlage der Bauchkette deutlich in eine rechte und eine linke Hälfte (den beiden Neuralreihen entsprechend) geschieden, die am Boden der Rinne an einander stoßen. In späteren Stadien verstreicht diese Rinne wieder: sie wird, wie ich verschiedenen Verfassern gegenüber ausdrücklich bemerken muss, keineswegs zu einem Neuralrohr geschlossen, sondern wird einfach seichter und verstreicht schließlich vollkommen. Es machen sich jetzt auch die sehr eigenthümlichen Wachsthumsvorgänge bemerkbar, die das strickleiterförmige Aussehen des Keimstreifens bedingen. Was die Ursache dieser sonderbaren Wachsthumsvorgänge ist, vermag ich nicht zu sagen; ich kann sie nur einfach beschreiben. In Fig. 20 ist das Hinterende eines Keimstreifens abgebildet, dessen Strickleiterform deutlich hervortritt<sup>2</sup>; in Fig. 22—25 sind detaillirtere Darstellungen einzelner Partien bei stärkerer Vergrößerung gegeben. Das Wachsthum hat in der Weise stattgefunden, dass die rechte und linke Hälfte des Keimstreifens nur segmentweise mit einander in der Medianlinie verbunden sind, und zwar entsprechen diese Verbindungsstellen topographisch den späteren ganglionären Regionen. In den Zwischenräumen zwischen denselben (den späteren kommissuralen Regionen entsprechend) sind die beiden Hälften des Keimstreifens

<sup>1</sup> Ich besitze einige Abbildungen, die diesen Vorgang illustriren, halte es aber für überflüssig sie mitzutheilen, weil die verschiedenen Autoren — so viel ich weiß — mit Bezug auf diesen Punkt einverstanden sind.

<sup>2</sup> Das Hinterende eines anderen Keimstreifens, das in Fig. 21 dargestellt wurde, ist abnorm ausgebildet, indem die beiden Hälften ganz hinten stark aus einander gehen. Diese Abnormität fand ich nur ein einziges Mal.

weit von einander getrennt, so dass das Entoderm und die provisorische Epidermis hier nur durch einen von Flüssigkeit erfüllten Raum getrennt sind. Mit anderen Worten: die rechte und linke Hälfte des Keimstreifens sind entlang der Mittellinie nur segmentweise durch Verbindungsbrücken (Stufen der Strickleiter) verbunden. In der hinteren Partie eines solchen Keimstreifens (Fig. 20) sind die Zwischenräume zwischen den Brücken noch klein, länglich und schmal; weiter vorn werden sie viel größer und breiter; schließlich (noch weiter vorn) werden sie aber wiederum kleiner und verschwinden nach und nach gänzlich, indem sie von Elementen des Keimstreifens ausgefüllt werden.

Die Untersuchung an Schnitten ergibt nun Folgendes: In den ganglionären Regionen sind die Neuralanlagen der rechten und der linken Seite in der Medianlinie mit einander verbunden, sie bilden hier zusammen eine gewöhnlich mehrschichtige Zellplatte (Fig. 14 n); in den Zwischenräumen sind sie durch einen hellen Flüssigkeitsraum von einander getrennt und stellen zwei gesonderte Wucherungen der äußeren Schicht des Keimstreifens dar (Fig. 15 n). Entsprechende Regionen weiter vorn sind in Fig. 10 und 11 nach Querschnitten wiedergegeben; in Fig. 18 u. 19 sind Stücke von sagittalen Längsschnitten durch ein jüngeres resp. älteres Stadium dargestellt. Anfänglich liegt diese Anlage der Bauchkette unmittelbar innerhalb der provisorischen Leibes-schichten (Epidermis und Muskulatur), und erst verhältnismäßig spät wird sie von der definitiven Oberhaut bedeckt, indem die aus den Zellreihen II—IV jederseits gebildeten Anlagen dieser Schicht in der Mittellinie mit einander sich vereinigen. In Fig. 11 und 14 sind die Neuralanlagen von der definitiven Oberhaut noch ganz unbedeckt, eben so im Längsschnitt Fig. 18. In Fig. 10 hat die Überwachsung ihren Anfang genommen, eben so im Längsschnitt Fig. 19, und im Querschnitt Fig. 12 ist sie fast vollendet. Dieses Überwachsen findet nicht allein durch einfaches kontinuierliches Ausbreiten, sondern auch durch Auswanderung von (wahrscheinlich amöboiden) Zellen aus dem Verband der Epidermiszellen statt; jedenfalls vermochte ich solche Bilder wie Fig. 17, 19, 25, wo zerstreute unregelmäßige Zellen zwischen der provisorischen Leibeswand und der Bauchkette sich ausbreiten, in keiner anderen Weise zu deuten. Ein neues Beispiel dafür, wie wenig der vermeintliche Gegensatz zwischen Epithel und Mesenchym zutrifft. — Erst verhältnismäßig spät kommen die Neuralanlagen rechter und linker Seite auch in den kommissuralen Regionen zur Vereinigung; in diesen Regionen bildet sich die definitive Epidermis auch etwas später aus.

Es giebt wahrscheinlich noch eine andere Quelle, aus der ein Theil der Elemente der Bauchkette seinen Ursprung nimmt, nämlich



der »provisorische Plexus« von Nervenzellen, den ich schon früher beschrieben habe. In meiner früheren Arbeit ließ ich diesen Plexus sammt und sonders zu Grunde gehen; bei erneuter Untersuchung hat sich indessen meine Ansicht dahin geändert, dass zwar der größte Theil des erwähnten Plexus zu Grunde geht, dass aber einige Zellen desselben, die entlang der Medianlinie des Bauches gelegen sind, in die Bildung der Bauchkette eintreten. Solche Zellen sind in Fig. 22—23 abgebildet; sie sind von ansehnlicher Größe, und ihre Ausläufer verlaufen in der Richtung von vorn nach hinten. Dass sie in die Bildung der Bauchkette eintreten, ist mir aus solchen Bildern wie Fig. 17—19 wahrscheinlich. In Fig. 17 (Querschnitt) liegt eine derartige Zelle zwischen den beiden Hälften des Ganglions eingelagert; in Fig. 18 (Längsschnitt) sind zwei auf einander folgende Ganglienanlagen durch eine solche Zelle verbunden; im Längsschnitt Fig. 49 endlich fangen Elemente der Ganglienanlage an sich über eine entsprechende Zelle auszubreiten. — Diese Zellen würden demgemäß den primitiven Nervenzellen, die sich bei *Lumbricus* an der entsprechenden Stelle finden, homolog sein, und die Bauchkette würde sich also bei *Aulastoma* in principiell derselben Weise entwickeln wie beim Regenwurm, aus einer doppelten Quelle: theils (und zwar zum größten Theil) aus den Neuralreihen, theils aus einigen ventral gelegenen Zellen des primitiven Nervenplexus.

Schon in meiner früheren Schrift über *Aulastoma* habe ich die Angabe gemacht, dass die provisorische Epidermis an der Bildung der Bauchkette keinen Antheil nimmt, und dass letzteres Organ aus dem medial gelegenen Theil des Keimstreifens entsteht. Auch diese Angabe hat bei den Fachgenossen keine besonders gute Aufnahme gefunden, und nur WHITMAN hat sich meiner Ansicht angeschlossen und die Sache dahin präcisirt, dass die Bauchkette (bei *Clepsine*) einfach aus der Neuralreihe hervorgeht. In seiner Litteraturübersicht hat mich indessen WHITMAN eine Ansicht aufstellen lassen, der ich in Wahrheit niemals gehuldigt habe. Er sagt (*Journ. of Morphology*. Vol. I, 4. p. 445), dass auf p. 263 meiner *Aulastoma*-Arbeit »the nerve-cord is said to arise beneath the ,Anlage der definitiven Rumpfepidermis«. Davon steht aber an der angezogenen Stelle gar nichts; es ist dort nur ein Schnitt beschrieben, in welchem die Anlage der Bauchkette innerhalb der definitiven Epidermis liegt; das ist aber ein spätes Stadium, aus dem an und für sich mit Bezug auf die Genese des Nervensystems nicht schließen lässt, ob sie aus der äußeren oder aus der inneren Schicht des Keimstreifens hervorgehe, und habe ich an der erwähnten Stelle nichts hierüber gesagt; aus anderen Stellen meiner Arbeiten geht aber zur Genüge



hervor, dass ich schon damals die Bauchkette aus der äußeren Schicht des Keimstreifens ableitete<sup>1</sup>.

### Allgemeine Bemerkungen über die Entwicklung der Blutel.

Die in diesen beiden »neuen Beiträgen zur Embryologie der Anneliden« zu Tage geförderten Resultate haben vor Allem eine sehr genaue Übereinstimmung in der Entwicklung der Oligochaeten und der Hirudineen dargethan. Besonders ist die Übereinstimmung ganz schlagend, wenn Clepsine mit den Oligochaeten verglichen wird, indem sich bei diesen Formen die Zellreihen, die den Keimstreifen zusammensetzen, in genau derselben Weise weiter ausbilden. Diese genaue Übereinstimmung in der Entwicklungsgeschichte spricht ein entscheidendes Wort mit Bezug auf die Verwandtschaftsbeziehungen der Hirudineen. Sie zeigt, dass Oligochaeten und Hirudineen nahverwandte Thiergruppen sind, und dass demgemäß die Hirudineen innerhalb der Anneliden keine primitive Stellung einnehmen. Es wurde ja bekanntlich von einigen Forschern den Hirudineen geradezu die tiefste Stelle im Stamm der Anneliden angewiesen, und Andere, die nicht so weit gingen, sahen doch verschiedene Charaktere im Bau der Blutel als primitive, von den Plattwürmern ererbte Eigenthümlichkeiten an. Die meisten gegenwärtigen Forscher sind wohl schon von solchen Ideen zurückgekommen, und ich möchte hier bestimmt behaupten, dass die ganze Stellung der Blutel innerhalb der Anneliden eine derartige ist, dass sämtliche Ähnlichkeiten, die sie im Gegensatz zu sonstigen Anneliden mit den Plattwürmern darbieten, schlechthin als Analogien und durchaus nicht als Homologien zu betrachten sind. Die Hirudineen stellen einen der allerhöchsten Sprosse im Stamm der Anneliden dar, sie sind von Oligochaeten-ähnlichen Wesen phylogenetisch entstanden. Es liegt mir fern dies hier auf dem Wege der vergleichenden Anatomie darzulegen; ich möchte ja eben nur betonen, dass auch die Embryologie entschieden für eine sehr nahe Verwandtschaft der genannten Gruppen spricht.

Beim Vergleich der Oligochaeten mit den Kieferegeln (*Aulastoma*, *Nepheleis*) tritt die Übereinstimmung nicht ganz so klar hervor, weil die Entwicklung dieser letzteren durch die Vorgänge der Metamorphose complicirt wird. Ich bin nun mit WHITMAN der Ansicht, dass dieser Entwicklungstypus ein spät erworbener ist, und dass die Entwicklungsweise von Clepsine eine verhältnismäßig primitivere ist. Ich schließe mich besonders darin WHITMAN an, wenn er sagt, dass die Furchungs-

<sup>1</sup> Über die Metamorphose von *Nepheleis*. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1884. p. 295. Anm. 2. — Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden etc. Kosmos. 1886. Bd. II. p. 408.

vorgänge der Kieferegeln sich am besten dadurch erklären lassen, dass man sie von den entsprechenden Vorgängen bei *Clepsine* ableitet und die drei Makromeren der Kieferegeln als Rudimente der großen entodermalen Dotterzellen von *Clepsine* betrachtet<sup>1</sup>.

Schließlich habe ich noch ein paar Worte über das Zugrundegehen der ursprünglichen und über die Neubildung der definitiven Epidermis bei den Kieferegeln zu sagen. Die genannte Thatsache hat nämlich verschiedenen Forschern Veranlassung zu einer Reihe von Bemerkungen gegeben, mit deren Inhalt ich nicht einverstanden sein kann. So vermuthet WHITMAN (*Journ. of Morphology*. I. p. 171), dass die definitive Epidermis der Kieferegeln in der Larvenepidermis ihren Ursprung nehme. Ich habe ja Gelegenheit gehabt, diese Frage einer erneuten Prüfung zu unterwerfen und habe dabei die erwähnte Vermuthung durchaus nicht zutreffend gefunden. — Umgekehrt habe ich selbst vor Jahren vermuthungsweise ausgesprochen, dass sich bei *Clepsine* die Epidermis aus den oberen Zellreihen des Keimstreifens entwickle<sup>2</sup>, finde aber in den thatsächlichen Verhältnissen keine genügenden Anhaltspunkte für diese Vermuthung und bin jetzt derselben Ansicht wie WHITMAN, dass sie auf Grundlage der Mikromeren des sich furchenden Eies entstehen. — In seiner *Lopadorhynchus*-Arbeit<sup>3</sup> bestätigte zwar KLEINENBERG das Zugrundegehen der ursprünglichen Epidermis der Kieferegeln, vermuthet aber, dass ich recht sonderbare Ideen über die Bildung der definitiven Oberhaut habe. Er sagt z. B. (gegen mich gerichtet): »Könnte sie (s. die Larvenhaut) nicht aus derselben Quelle entspringen, wie die bleibende Epidermis und das Nervensystem und nur früher als diese zur Ausbildung kommen? So wie die Sachen liegen, ist es ziemlich willkürlich, die dünne Hüllmembran ohne Weiteres für das ganze ursprüngliche Ektoderm zu erklären« (l. c. p. 129). Dass die provisorische und definitive Epidermis aus derselben Quelle entspringen, habe ich immer gemeint. Es liegt dies ja auch schon implicite darin, dass ich einerseits die Larvenepidermis als »primitives Ektoderm« bezeichnete und andererseits die Anlagen der definitiven Epidermis und des Nervensystems als ektodermale Theile des Keimstreifens auffasste; also leitete ich alle diese Theile aus einer gemeinsamen Anlage: aus dem primären äußeren

<sup>1</sup> WHITMAN schiebt mir (*Journ. of Morphology*. I. p. 124) die entgegengesetzte Ansicht zu. Das lässt sich aber nicht aus der von ihm citirten Anmerkung (p. 260) meiner *Aulastoma*-Arbeit herauslesen, und auch sonst habe ich mich, so viel ich weiß, nie über diese Frage ausgesprochen.

<sup>2</sup> Über die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der *Clepsine* und der Kieferegeln. *Zool. Anzeiger*, Nr. 216. 1886. p. 112.

<sup>3</sup> Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.

Keimblatte her: dass sich aber diese Theile frühzeitig höchst verschiedenartig ausbilden, lässt sich nicht leugnen. — Endlich finde ich folgende Bemerkung bei KORSCHULT und HEIDER<sup>1</sup>: »Nach den von WHITMAN für Clepsine und von BERGH für Aulastoma und Nephelis gegebenen Darstellungen erscheint die Epidermis des Wurmes in beiden Gruppen nicht als homologe Bildung, und beide entfernen sich dadurch von einander, dass die Larvenhaut der einen Gruppe direkt in das ausgebildete Thier, in der anderen dagegen abgeworfen und durch eine Schicht von andersartiger Herkunft ersetzt wird.«

Dass die verschiedene Bildungsweise der bleibenden Epidermis in beiden Gruppen und die Existenz einer Larvenepidermis bei den Kieferegeln gegen die Homologie der Epidermis der erwachsenen Rüsselegel und Kieferegel sprechen sollte, ist mir niemals in den Sinn gekommen: ich habe im Gegentheil diese Homologie immer als etwas fast Selbstverständliches erachtet. Die provisorische Epidermis der Kieferegel ist nur als eine Embryonal- oder Larvenhülle ähnlicher Art wie die Pilidiumhaut, das Amnion der Insekten und dgl. aufzufassen, und man betrachtet doch die Epidermis der Nemertinen, die sich mit oder ohne Metamorphose entwickeln, als homologe Bildung. Allerdings lässt sich in der Aufeinanderfolge der provisorischen und der definitiven Epidermis der Kieferegel nicht so klar wie in den eben genannten Fällen erkennen, dass beide sich durch Faltenbildung aus einer gemeinsamen Anlage entwickeln. Das Zustandekommen der Larvenhaut und die verspätete Ausbildung der definitiven Oberhaut der Kieferegel kann aber sehr wohl in folgender Weise gedacht werden: durch Verschiebungen in der Reihenfolge der verschiedenen Zelltheilungen im Ei resp. Embryo. Die Mikromeren am animalen Pol des Eies, die wesentlich dazu bestimmt sind die primitive Ektodermschicht zu bilden (provisorisch bei Kieferegeln, definitiv bei Clepsine), werden in beiden Fällen von den Makromeren geknospt, und zwar theils von den späteren großen dotterreichen Entodermzellen, theils von den Urzellen des Keimstreifens resp. deren Mutterzellen. Ich stelle mir nun die Sache so vor, dass bei den Kieferegeln die letztgenannten Zellen in den früheren Stadien nicht so viele Mikromeren sprossen wie bei Clepsine, und um so eifriger anfangen den Keimstreifen zu produciren; durch Unterdrückung einiger dieser frühzeitigen Zellknospungen werde somit im zelligen Material des Keimstreifens Stoff übrig zur Bildung einer neuen Epidermis innerhalb der ursprünglichen, durch lebhaftes Theilung und Ausbreitung der Mikromeren gebildeten Hautschicht. Demgemäß würde

<sup>1</sup> Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgesch. der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. I. 1890. p. 221.



sich die Larvenhaut doch gewissermaßen als eine Faltenbildung auffassen lassen, indem sie sich vom animalen Pole aus über andere (epidermoidale) Theile ausbreitete. Übrigens stellen die Mikromeren nicht bloß die Larvenhaut dar, sondern aus denselben entwickeln sich höchst wahrscheinlich auch die »Kopfkeime«, aus denen u. A. die bleibende Epidermis des Kopfes entsteht.

Über die Richtigkeit oder Unrichtigkeit des obigen Erklärungsversuchs durch direkte Beobachtung zu entscheiden gehört nicht zu den leichten Aufgaben. Ich habe jenen nur mitgetheilt um zu zeigen, dass diese einfache Konstruktion, die Annahme einer zeitlichen Verschiebung in der Aufeinanderfolge einiger embryonalen Zelltheilungen der Thatsache der Existenz einer Larvenhaut und der Neubildung einer bleibenden Haut aus dem Keimstreifen bei den Kieferegeln — dass jene Konstruktion dieser Thatsache den Charakter des Sinnlosen und Unerklärlichen, der ihr von verschiedener Seite beigelegt wurde, wegnimmt. Das Warum der Sache bleibt dabei natürlich unerklärt; dies ist aber kein Vorwurf, denn warum sich gerade bei den Amnioten ein Amnion bildet, während bei den Anamnia die Bildung desselben unterbleibt, das wissen wir auch nicht.

Kopenhagen, Anfang November 1890.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Buchstabenbezeichnungen:

<i>ep</i> , definitive Epidermis;	Schicht des Keimstreifens (von der Mittellinie aus gerechnet);
<i>ec</i> , provisorische Larvenhaut;	
<i>m</i> , provisorische Hautmuskeln;	<i>n</i> , Anlage der Bauchkette;
<i>rm</i> , Ringmuskulatur;	<i>r</i> , Neuralrinne;
<i>my</i> , innere Muskelplatten (Mesoderm);	<i>nz</i> , frühzeitig entwickelte Nervenzellen;
<i>e</i> , entodermale Dotterzellen (bei Clepsine);	<i>z</i> , schräge Zelltheilungen in der oberen Schicht des Keimstreifens;
<i>I—IV</i> , die vier Zellreihen der oberen	<i>s</i> , Anlage eines Nephridium.

#### Tafel I.

(Alle Figuren bei Obj. F, Oc. 4 [ZEISS] gezeichnet).

Fig. 1—3. Clepsine heteroclita.

Fig. 1. Querschnitt durch die vordere Region des Keimstreifens eines Embryo, wo die beiden Hälften des Keimstreifens in der größten Ausdehnung vereinigt sind.

Fig. 2. Querschnitt durch die hintere Region des Keimstreifens eines etwas älteren Embryo.

Fig. 3. Querschnitt durch die vordere Region des Keimstreifens eines ähnlichen Embryo.



Fig. 4—19. *Aulastoma gulo*.

Fig. 4. Querschnitt durch die hintere Hälfte eines jungen Keimstreifens, dessen Hälften eben zur Vereinigung gekommen sind.

Fig. 5 u. 6. Zwei ähnliche Schnitte von einem anderen Keimstreifen desselben Stadium.

Fig. 7—9. Drei Querschnitte durch den hinteren Theil eines »strickleiterförmigen« Keimstreifens.

Fig. 10—12. Drei Querschnitte aus der vorderen Region derselben Serie.

Fig. 13—15. Drei Querschnitte aus dem mittleren Theil eines Keimstreifens von etwa demselben Stadium.

Fig. 16. Querschnitt durch den vorderen Theil eines ähnlichen Keimstreifens.

Fig. 17. Querschnitt durch ein junges Bauchstrangganglion und seine Umgebung.

Fig. 18—19. Zwei sagittale Längsschnitte durch den mittleren resp. vorderen Theil eines »strickleiterförmigen« Keimstreifens.

**Tafel II.**

Alle Figuren von *Aulastoma gulo*.

Fig. 20. Hinterer Theil eines »strickleiterförmigen« Keimstreifens, von der Fläche gesehen. AA, Oc. 1 (ZEISS).

Fig. 21. Hinterende eines abnorm ausgebildeten Keimstreifens desselben Stadium, dessen Hälften hinten aus einander weichen. AA, Oc. 1.

Fig. 22. Flächenbild vom hinteren Theil eines ähnlichen Keimstreifens, stärker vergrößert. SEIBERT, Obj. VI, Oc. 0.

Fig. 23. Flächenbild weiter vorn. F, Oc. 1.

Fig. 24. Noch weiter vorn; die Strickleiterform in ihrer höchsten Ausbildung. F, Oc. 1.

Fig. 25. Noch weiter vorn; die Strickleiterform fängt an zu verschwinden, indem Zellen sich über die Zwischenräume verbreitern. F, Oc. 1.

# Zur feineren Anatomie des grossen Seepferdefusses.

Von

Dr. **Luigi Sala**, Assistent für Histologie.

(Aus dem Laboratorium für allgemeine Pathologie und Histologie der  
Universität Pavia — Professor C. GOLGI.)

---

Mit Tafel III—V.

---

Es ist eine der durch die Forschungen von GOLGI (1) über das Centralnervensystem außer Zweifel gestellten hervorragendsten Thatsachen, dass von allen den Fortsätzen, mit denen die Nervenzellen ausgestattet sind, einer allein (der Nervenfasersfortsatz) zur Verbindung der Zelle mit der Faser dient, während die anderen (Protoplasmafortsätze) mehr für die Ernährung der Nervenlemente bestimmt sind, da sie mit ihren letzten Verzweigungen sowohl mit den Neurogliazellen, als auch direkt mit den Blutgefäßen sich verbinden.

GOLGI kennzeichnete den Nervenfasersfortsatz derart, dass man denselben unter den Protoplasmafortsätzen leicht herausfinden kann, ferner wies er nach, dass sich der Nervenfasersfortsatz mit den Nervenfasern auf zwei verschiedene Arten in Verbindung setzen kann, und zwar entweder direkt (Zellen des ersten Typus oder motorische Zellen), d. h. so, dass er, trotzdem er seitliche Verzweigungen aussendet, seine Individualität nicht einbüßt und direkt zur Bildung des Achsencylinders einer Nervenfasers schreitet, oder indirekt (Zellen des zweiten Typus oder sensible Zellen), indem er sich ins Unendliche theilt und in dieser Weise ein feines ausgebreitetes Nervenetz bildet, aus welchem die Achsencylinder der Nervenfasern ihren Ursprung nehmen.

Augenscheinlich wurde durch die Aufdeckung dieser höchst wichtigen Thatsachen jede andere Theorie über die Verhältnisse zwischen den Protoplasmafortsätzen der Nervenzellen und den Fasern, und hauptsächlich die alte Anschauung von GERLACH widerlegt, nach welcher einmal nur wenige Zellen (jene der Vorderhörner) mit einem

besonderen Fortsatze, der sich ohne Verzweigungen in den Achsen-cylinder einer Faser verlängert, versehen seien, und zweitens die Protoplasmafortsätze der Zellen, nachdem sie sich in der complicirtesten Weise getheilt, ein dichtes Netz bilden, aus welchem zahlreiche Nervenfasern ihren Ursprung nehmen.

Diese Theorie gab, wenn gleich sie auf keinerlei Thatsachen fußte, denn auch der Umstand, dass in der grauen Substanz ein durch Goldchlorid sich färbendes feines Netz sich nachweisen lässt, berechtigt nicht zur Annahme, dass dasselbe von den letzten Verzweigungen der Protoplasmafortsätze der Zellen gebildet werde, und noch weniger, dass dasselbe den Nervenfasern als Ursprung diene, eine brauchbare Erklärung zahlreicher, die Physiologie des Nervensystems betreffender Erscheinungen, und wurde desshalb von fast allen Forschern jener Zeit sehr günstig aufgenommen, welche, zufrieden, endlich die Angaben der Anatomie mit jenen der Physiologie in Übereinstimmung bringen zu können, sich nicht weiter darum kümmerten zu untersuchen, ob diese Theorie auch der Kontrolle einer ernsten Untersuchung Stand halte.

So kam es, dass die Resultate von GOLGI, welche diese so beliebte Theorie in ihren Grundfesten erschütterten, Anfangs sehr misstrauisch aufgenommen wurden; nach und nach aber wurden dieselben von den verschiedensten Seiten bestätigt, und heute kann man sagen, dass sie von der Mehrheit der Anatomen anerkannt sind, in so fern wir sie durch hervorragende Forscher, unter denen ich als ersten KÖLLIKER (7) nenne, ferner von TOLDT (2), RAMÓN Y CAJAL (3), FOREL (4), KLEBS (5), FLECHSIG (6) u. A. angenommen und bestätigt sehen.

Von allen den neuen, von GOLGI mittels seiner Methode nachgewiesenen Thatsachen haben vielleicht jene das größte Misstrauen erregt, welche das Verhalten der letzten Verzweigungen der Protoplasmafortsätze der Zellen und somit die Funktion dieser Fortsätze, ferner den Zusammenhang zwischen Zellen und Nervenfasern betreffen.

Schon bei seinen ersten Veröffentlichungen bemerkte GOLGI, dass nicht alle Regionen des Centralnervensystems sich gleich gut zur deutlichen Nachweisung der Verhaltungsweise der letzten Verzweigungen sowohl der Protoplasmafortsätze als der Nervenfasersfortsätze der Zellen verwenden lassen. Er empfiehlt zu diesem Studium hauptsächlich die Gehirnrinde und jene Platte grauer Substanz, welche sich im großen Seepferdefuß befindet und unter dem Namen der Fascia dentata bekannt ist. In diesen Regionen kann man, besser als in jeder anderen, die einzelnen nervösen Fortsätze bis auf größere Entfernungen von ihrem Ursprunge verfolgen, und nicht selten kommt es vor, dass man



den einen oder den anderen in eine Nervenfaser übergehen sieht; eben so ist es an diesen Orten möglich, in sehr deutlicher Weise zu beobachten, dass die letzten Verzweigungen der Protoplasmafortsätze in innige Verbindung treten sowohl mit den Neurogliazellen als direkt mit den Blutgefäßen.

Als weiteren Beweis für die absolute Unabhängigkeit der Protoplasmafortsätze von den Nervenfasern lenkt GOLGI die Aufmerksamkeit noch auf die Thatsache, »dass die Verzweigungen der Protoplasmafortsätze, anstatt nach Gegenden zu verlaufen, wo sich Nervenfasern befinden, vorwiegend Regionen zustreben, in denen die Fasern fehlen«.

Diese Behauptung GOLGI's wurde in Zweifel gestellt, und es zeigte sich, dass eben die beiden oben genannten Regionen durch die Anordnung ihrer Theile eher als jede andere Gehirnregion den Glauben erwecken, dass auch die Protoplasmafortsätze Nervenfasern zum Ursprung dienen können, da es sowohl in der Gehirnrinde als in der Fascia dentata des großen Seepferdefußes vorkommt, dass die Nervenzellen ihre Protoplasmafortsätze gerade nach Gegenden hin aussenden, wo zahlreiche Nervenfasern sich befinden, und hat es sogar den Anschein, dass gerade unter diesen ihre letzten Verzweigungen enden.

In der Gehirnrinde, sagte man, bestehen in der obersten Schicht der Windungen zahlreiche markhaltige Fasern, zwischen welche die Protoplasmafortsätze der Pyramidenzellen sich einsenken; dasselbe geschieht in der Fascia dentata, welche, wie behauptet wurde, in ihrem äußeren Theile von einer Lage von Nervenfasern bedeckt ist, die man mit der Methode von WEIGERT leicht ersichtlich machen kann, und unter denen die Protoplasmafortsätze der kleinen kugeligen Zellen, welche diese Region bilden, enden.

Bezüglich der Hirnrinde wurde die Frage voriges Jahr durch MARTINOTTI (8) gelöst, welcher, indem er auf die verschiedenen Kritiken, denen die Resultate GOLGI's unterzogen worden waren, antwortete, auch noch nachwies, dass an der Außenfläche der peripherischen Schicht markhaltiger Fasern, d. h. an der äußersten submeningealen Grenze der Hirnrinde, konstant eine von Nervenfasern vollkommen freie, kleine Schicht Neurogliazellen sich finde, in welcher die Verästelungen der Protoplasmafortsätze der Spitze der Pyramidenzellen der Hirnrinde enden, nachdem sie die Schicht der markhaltigen Nervenfasern durchkreuzt haben. Es blieb also auch bei der Hirnrinde die Möglichkeit vollkommen ausgeschlossen, dass die Protoplasmafortsätze Nervenfasern zum Ursprunge dienen könnten, und es erübrigt nunmehr zu sehen, ob nicht auch in der Fascia dentata des großen Seepferdefußes irgend eine Anordnung besteht, welche eine solche Vermuthung unterstützen



könnte. Und dies ist der Gegenstand meiner vorliegenden Untersuchungen. — Ich beeile mich, gleich hier zu erklären, dass sich die Protoplasmafortsätze mit ihren Verzweigungen auch in der Fascia dentata genau so verhalten, wie in allen anderen Regionen des Nervensystems, d. h. sie treten in innige Verbindung mit den Neurogliazellen und mit den Blutgefäßen und sind vollkommen unabhängig von der Faserlage, welche in dem peripherischen Theile der Fascia dentata selbst verläuft und welche ihren Ursprung von den Nervenfasersfortsätzen der kleinen kugeligen Zellen nimmt, die dieser Region eigen sind.

Bis vor wenigen Jahren bildete der große Seepferdefuß einen der dunkelsten Theile des Gehirns, einmal weil derselbe eine verwickelte Struktur darbietet, vor Allem aber wegen der bedeutenden Verschiedenheiten, welche in den Beschreibungen der verschiedenen Autoren zu Tage traten, mit Rücksicht auf welche ich auf die von GOLGI gegebene historische Zusammenstellung verweise.

Seitdem nun aber GOLGI das Studium des großen Seepferdefußes mit seiner Methode der schwarzen Färbung unternahm, gewannen wir über die feine Anatomie dieser Region eine klare Anschauung. Dieser Forscher wies nach, dass die Struktur der fraglichen Gehirnzone nicht so complicirt ist, wie man es nach den Beschreibungen von KUPFFER (9), MEYNERT (10), HUGUENIN (11), KRAUSE (12) u. A. glauben könnte und führt die sechs oder sieben von diesen Forschern angenommenen Schichten auf vier zurück, welche die folgenden sind:

- 1) Innere Schicht, oder erste Schicht von Nervenfasern (Alveus), Auskleidung des großen Seepferdefußes gegen die Seitenkammern zu;
- 2) Graue Windungsschicht, oder Schicht der großen Ganglienzellen.
- 3) Äußere Schicht, oder zweite Lage von Nervenfasern (Lamina medullaris circumvoluta s. Lamina nuclearis);
- 4) Schicht der kleinen Ganglienzellen (Fascia dentata).

Es muss nun aber bemerkt werden, dass durch die Krümmung, welche das ganze Ammonshorn erleidet, alle diese vier Schichten sich wiederholen, und ist es daher angezeigt, bei Aufzählung derselben dieser Thatsache zu gedenken, um nicht in den Irrthum zu verfallen, einen und denselben Theil zweimal zu erwähnen. —

Vor den Studien GOLGI's war es eine allgemein gültige Ansicht, dass der Pes hippocampi major in seiner Gesamtheit nach Einigen eine, nach Anderen eine halbe nach innen eingebogene Windung darstelle. Nur DUVAL (13) hatte kurz vorher die Meinung ausgesprochen, dass an der Bildung dieser Region zwei Windungen Theil nehmen. Dieser

Forscher behauptet nämlich, dass der innere Rand der Fimbria nicht frei sei, sondern sich in eine feine Lamelle fortsetze (Ventricularwand beim Fötus, einfaches Ependymepithel beim Erwachsenen), welche die Plexus choroidei in eine Art Mesenterialfalte einhülle und die Seitenkammern vollständig schließe, die in Folge dessen mit der Oberfläche des Gehirns nicht communiciren. Aus dieser Anordnung gehe hervor, dass von der ganzen Formation des Ammonshorns nur ein Theil, der innerste (dargestellt durch eine Portion der Fimbria, durch die Fascia dentata und die Windung des Seepferdefußes), zur Gehirnoberfläche gehöre, während ein anderer Theil, der äußerste, gebildet von dem Ammonshorn genannten weißen Fortsatze, in der Höhle der Seitenkammer liegen und einen Theil derselben bilden würde. Die erste, zur Hirnrinde gehörige Portion wäre nach DUVAL aus zwei Windungen gebildet, d. i. aus der Windung des Seepferdefußes und aus der Fascia dentata, welche dieser Autor *circonvolution godronnée* nennt.

GOLGI hingegen wies auf Grund der durch die schwarze Färbung erzielten Resultate nach, das die gesammte Hippocampusformation aus zwei von einander deutlich unterschiedenen Windungen gebildet wird, welche sich bei der mikroskopischen Untersuchung als aus zwei verschiedenen Zelltypen bestehend erweisen und von denen die eine von der grauen Windungsschicht, die andere von der Fascia dentata dargestellt wird.

Nach GOLGI beschäftigte sich nur noch ein einziger Forscher GIACCOMINI (14), mit dieser Region; derselbe gelangte, indem er das Ammonshorn hauptsächlich makroskopisch studirte, zu dem Schlusse, dass der Seepferdefuß keine Windung darstelle, sondern vielmehr eine besondere Modifikation der Hirnrinde, bedingt vielleicht durch die Formation des Sphenoidalanhangs der Seitenkammern. Der genannte Forscher gründet diese seine Anschauung auf die Thatsache, dass der große Seepferdefuß bei einigen Thieren, bei denen keine Spur von Windungen existirt, eine beträchtliche Entwicklung erreicht.

Dem entgegen werden wir sehen, dass die mikroskopische Untersuchung dieser Region uns berechtigt, dieselbe mit zwei intraflektirten Windungen zu vergleichen, indem man in derselben, mit Ausnahme einiger leichten, von der Einbiegung abhängigen Modifikationen, genau die gleichen Theile antrifft, wie bei den Windungen.

Untersuchungs-Methoden. — Zur Lösung der Frage über den Ursprung jenes Nervenfaserbündels, das man im peripherischen Theile der Fascia dentata beschrieben hat, und bezüglich der Verfolgung der letzten Verzweigungen der Protoplasmafortsätze der kleinen kugel-

förmigen Zellen, die man in dieser Region antrifft, habe ich mich einer Methode bedient, welche mir erlaubte, zu gleicher Zeit den Verlauf der Faserbündel zu beobachten und die Fortsätze der Zellen möglichst weit zu verfolgen; ich benutzte desshalb die Färbung mit Hämatoxylin nach der Methode von WEIGERT und die schwarze Färbung von GOLGI.

Ich dachte auch daran, die von PAL (15) empfohlene Technik zu verwerthen, um die beiden Methoden von GOLGI und WEIGERT gleichzeitig an einem Stücke anzuwenden, stand aber von meinem Versuche ab, weil ein solcher keinesfalls bessere Resultate ergeben hätte, als die getrennte Anwendung beider Methoden.

Bezüglich der schwarzen Färbung muss ich bemerken, dass ich trotz der zahlreichen Modifikationen, welche in letzter Zeit von verschiedenen Forschern bei dieser Technik vorgeschlagen wurden, es für gut befunden habe, mich der alten GOLGI'schen Methoden zu bedienen, da dieselben mir, was Eleganz und Zartheit der Reaktion betrifft, die besten Resultate gaben. Ich benutzte sowohl das langsame Verfahren (Tränkung der Stücke während 20—30 Tagen in 2% iger doppeltchromsaurer Kalilösung und hierauf in 0,75% iger Silbernitratlösung) als das rasche Verfahren (Tränkung der Stücke durch 4—5 Tage in 2% iger Lösung von Kali bichrom., hierauf durch 24—30 Stunden in einer aus zwei Theilen einer 1% igen Osmiumsäurelösung und acht Theilen einer 2% igen doppeltchromsauren Kalilösung bestehenden Mischung und schließlich in 0,75% iger Silbernitratlösung).

Indem ich die verschiedenen in Vorschlag gebrachten Modifikationen dieser Methode versuchte, konnte ich konstatiren, dass viele von ihnen vollkommen überflüssig, einige, wie z. B. die von GREPPIN (16) empfohlene Waschung der mit der Methode von GOLGI behandelten Schnitte in einer 10% igen Bromwasserstofflösung, für den guten Erfolg der Reaktion geradezu schädlich sind.

Am eigenthümlichsten von allen ist das jüngsthin von SEHRWALD (18) zu dem Zwecke vorgeschlagene Mittel, um einen Paraffin-Einschluss der mit der schwarzen Färbung behandelten Stücke zu Stande zu bringen und um in dieser Weise weit leichter dünne Schnitte machen zu können, als dies aus freier Hand geschehen könnte. Gerade die Dicke der Schnitte ist jedoch ein Punkt von großer Wichtigkeit in der Technik der schwarzen Färbung, auf welchen denn auch zuerst GOLGI und später MONDINO (17) besonders Gewicht gelegt haben, Letzterer, betreffs der Stücke des Nervensystems, welche mit der Methode des doppeltchromsauren Kali und des Sublimats behandelt worden waren. Der Hauptvorzug dieser Methoden, wodurch dieselben alle anderen bisher bekannten weitaus



überragen, besteht eben darin, dass man mit ihnen die nervösen Fortsätze auf sehr lange Strecken hin, bis in ihre letzten Verzweigungen, verfolgen kann. Da jedoch die fraglichen Fortsätze nicht in einer einzigen Ebene verlaufen, sondern auf ihrem Wege Kurven und Zick-Zacklinien beschreiben, so kommt es, dass ihre Kontinuität bei sehr dünnen Schnitten in mehreren Punkten zerstört wird, und sie schon in geringer Entfernung von ihrem Ursprung gebrochen und zerrissen erscheinen. Hieraus ergibt sich die absolute Nothwendigkeit, die Schnitte ein wenig dick zu machen, wenn wir uns nämlich von dem genauen Verhalten des funktionellen Fortsatzes der Nervenzellen überzeugen wollen.

Nach dem Gesagten kann man nicht umhin, sich über SEHRWALD zu verwundern, welcher sich abmüht, nach Kunstmitteln zu suchen, um nur recht dünne Schnitte machen zu können und bemerkt, »dass viele Verhältnisse nur an sehr dünnen Schnitten, wie sie allein bei der Paraffineinbettung erreichbar sind, sich studiren lassen«. In der That, wenn man Behauptungen wie diese liest, wäre man genöthigt zu glauben, dass Verfasser niemals das Glück hatte eine gut gelungene schwarze Färbung der Nerven Elemente zu erhalten! — Übrigens wurde auch seine Methode jüngst von SAMASSA (19) kritisirt und nachgewiesen, dass dieselbe dem Zwecke nicht entspreche.

Die mit der Methode von GOLGI behandelten Stücke besitzen eine derartige Konsistenz, dass sie sofort, nachdem sie dem Silberbade entnommen worden sind, geschnitten werden können; ich fixirte sie deshalb, nachdem ich sie vorher in destillirtem Wasser aufmerksam gewaschen hatte, mittels einer Gummiarabicumlösung auf Kork und brachte Kork und Präparat für einige Stunden in 90%igen Alkohol. Wenn der Gummi festgeworden ist, können die Stücke mit dem Mikrotom geschnitten werden, indem man das Messer mit Alkohol befeuchtet.

Ich benutzte zu meinen Untersuchungen hauptsächlich Kaninchenhirne, bei denen der Seepferdefuß bekanntlich ganz außerordentlich entwickelt ist und gleichzeitig eine größere Einfachheit aller Schichten aufweist, wesshalb er sich besser als jeder andere zum Studium der feinen histologischen Einzelheiten und der intimen, zwischen Zellen und Nervenfasern bestehenden Beziehungen, eignet. Ich ermangelte aber hierbei nicht, die erhaltenen Resultate auch bei Gehirnen von Katzen, Hunden, Meerschweinchen und Kälbern zu kontrolliren. Wie GOLGI nachgewiesen hat, sind die Strukturverhältnisse des großen Seepferdefußes wesentlich dieselben sowohl bei den Thieren als beim Menschen.

Wie schon bemerkt unterscheidet GOLGI beim großen Seepferdefuß vier Schichten; diesen kann eine fünfte hinzugefügt werden, welche aus Nervenfasern besteht und zwischen die Lamina medullaris circum-

voluta und die eigentliche Fascia dentata zu liegen kommt<sup>1</sup>, jedoch eben so gut als eine Zone der Fascia dentata selbst sich betrachten lässt.

Ich werde die ersten drei Schichten kurz behandeln, um bei der Beschreibung der vierten, d. i. der Fascia dentata, etwas länger zu verweilen.

I. Schicht. — Alveus (Taf. III und IV). Diese Schicht besteht aus markhaltigen, zumeist dünnen Nervenfasern, welche unter sich parallel verlaufen und ein Bündel bilden, welches das ganze Ammonshorn bedeckt. Um uns von der Zusammensetzung, den Beziehungen und dem Verlaufe dieses Bündels eine genaue Vorstellung zu machen, ist es nöthig dasselbe an Querschnitten des ganzen, mit WEIGERT'schem Hämatoxylin gefärbten Seepferdefußes (Taf. III und IV) zu studiren. Es entspringt in dem Raume, welcher von außen von dem vorderen Ende der grauen Windungsschicht und von innen von dem inneren Schenkel der Fascia dentata gebildet wird; von hier aus begiebt sich dieses Bündel nach vorwärts und bedeckt die kurze Strecke der grauen Windungsschicht, welche sich nach innen zu befindet; hierauf nimmt es, sich nach außen krümmend, intime Fühlung mit der Fimbria, ändert, indem es genau der beschriebenen Krümmung der grauen Windungsschicht folgt, plötzlich seine Richtung und geht von vorwärts nach rückwärts, um sich hinten in die Medullarportion des Hippocampuswulstes fortzusetzen und derart die innere weiße Auskleidung des Sphenoidalhorns der Seitenkammer zu bilden.

Auf diesem seinem langen Verlaufe nimmt das Bündel fortschreitend an Umfang zu, so dass es, während es an seinem Ursprunge, gegen den inneren Theil zu, aus wenigen Fasern besteht, an seinem hinteren Ende hingegen einen Durchmesser (beim Kaninchen) von 180—200  $\mu$  zeigt. An der Formation dieses Bündels nehmen Nervenfasern verschiedenen Ursprungs Theil; ein großer Theil von ihnen entstammt den Riesenpyramidenzellen der grauen Windungsschicht, in einer weiter unten zu beschreibenden Weise, wo ich von dieser Schicht sprechen werde. An WEIGERT'schen Präparaten erkennt man in der That deutlich, dass zu dem tiefen Theile des Alveus während seines ganzen Verlaufes

<sup>1</sup> Ich halte es für angezeigt, bei der Bezeichnung der einzelnen Schichten von den Benennungen innere Schicht und äußere Schicht Umgang zu nehmen, indem schon durch die Evolution, welche das Ammonshorn erleidet, dieselbe Schicht, welche in einem Theile dieser Region sich außen befindet, in einem anderen Theile hingegen, bezüglich der Medianebene des Gehirns, zur inneren wird. Wenn ich, der größeren Deutlichkeit halber, gezwungen sein werde, die Ausdrücke äußere und innere zu benutzen, so werde ich mich hierbei stets auf die Medianebene des Gehirns beziehen.

zahlreiche Fasern gelangen, welche der grauen Schicht entspringen und die das Volumen des Bündels fortschreitend vermehren.

An dem Punkte, wo die durch das ganze Ammonshorn gebildete Krümmung am größten ist, kommen zahlreiche andere Fasern dazu, um sich den aus den Riesenpyramidenzellen entstammenden anzuschließen und den Alveus zu bilden; dieselben stammen, wie wir sehen werden, von den kleinen kugeligen Zellen der Fascia dentata und bilden ein Bündel, welches, von hinten nach vorn und von außen nach innen verlaufend, die Schicht der Riesenpyramidenzellen durchkreuzt und sich gegen den Alveus und die Fimbria zu begiebt, an deren Bildung es Theil nimmt. Während dieses ihres Verlaufes entbehren die fraglichen Fasern noch größtentheils einer Myelinscheide und können desshalb besser als mit der WEIGERT'schen Methode, mit der schwarzen Färbung von GOLGI nachgewiesen werden. Bei den Präparaten, bei welchen die Reaktion mit wünschenswerther Feinheit eingetreten ist, ist es nicht schwer, eine dieser Nervenfasern von ihrem Ursprunge aus einer Zelle der Fascia dentata bis in den Alveus zu verfolgen.

Die den Alveusbildenden Fasern haben noch einen dritten Ursprung aus den Zellen des Gyrus hippocampi. Gegen das hintere Ende zu, wo er sich in die Markportion des Hippocampuswulstes fortsetzt, gehen aus der grauen Substanz der Windung zahlreiche Fasern aus, um sich nach außen und nach hinten zur Verstärkung des Alveus zu begeben.

Inmitten der Fasern dieser Schicht sind hier und da Neurogliazellen zerstreut, welche gegen die Oberfläche des Bündels zu zahlreicher werden und daselbst eine wirkliche kontinuierliche Schicht bilden. Die Fortsätze dieser Zellen sind vorzugsweise gegen das Innere zu gerichtet (d. h. gegen die darunter befindliche graue Schicht) und setzen sich auch hier wie im ganzen Nervensystem an den Wänden der Gefäße mit Verbreiterungen fest. Mit diesen strahlenförmigen Zellen setzt sich ein großer Theil der Verzweigungen der Protoplasmafortsätze der Riesenpyramidenzellen ebenfalls in Verbindung. Außer den Neurogliazellen findet man nicht selten auch kleine Gruppen von Nervenzellen (3—6 Zellen) regellos zerstreut zwischen den Fasern des Alveus. Es sind dies verschiedenartig geformte Zellen, zumeist von der Gestalt von Spindeln, deren größter Durchmesser parallel zum Verlaufe der Faser liegt; es fehlen aber auch nicht kugelige, dreieckige, birnförmige und anders gestaltete Zellen (Fig. 4 und 5). Dieselben zeigen nicht sehr reichliche Protoplasmafortsätze und einen einzigen Nervenfasersfortsatz, welcher gewöhnlich zur darunter befindlichen grauen Schicht läuft; es ist jedoch nicht schwer, auch Nervenfasersfortsätze zu finden, deren Richtung parallel mit jener der Alveusfasern ist.



GOLGI, der als Erster auf diese isolirten Zellen hinwies, ist der Ansicht, dass dieselben zur grauen Windungsschicht gehörige Elemente seien, welche während der embryonalen Entwicklungsperiode außerhalb der regelmäßigen Reihe dieser Schicht blieben. Ihre einigermassen unregelmäßige und von der Pyramidenform verschiedene Gestalt muss offenbar der Umgebung zugeschrieben werden, in welcher sie aufgewachsen sind, d. h. den Fasern des Alveus.

Da diese Zellen mehr vereinzelt vorkommen, ist es leichter, deren Protoplasmafortsätze bis in die letzten Verzweigungen hinein zu verfolgen, und sich von den intimen Beziehungen, in welche dieselben zu den strahlenförmigen Zellen und auch zu den Blutgefäßen treten, ein klares Bild zu verschaffen. In Fig. 6 der Taf. V, welche das getreue Bild eines Präparates darstellt, sieht man eine dieser Zellen des Alveus, von welcher ein Protoplasmafortsatz sich abzweigt, der nach einem verhältnismäßig langen Verlaufe mit einer flaschenförmigen Auftreibung an die Wand eines Blutgefäßes sich ansetzt.

An seiner freien Oberfläche ist der Alveus mit dem sogenannten Ependymepithel versehen, welches die gesammte Höhlung der Seitenkammern auskleidet. Die Zellen, welche diese Auskleidung bilden, stehen sehr fest an einander gereiht, sind klein, cylinderförmig oder kubisch, und setzen sich ins Innere des Alveus mit einem sehr langen Fortsatze fort, der sich in die Nervensubstanz einsenkt. GOLGI als Erster, und nach ihm MARCHI (20) und MAGINI (24) machten darauf aufmerksam, dass diese Fortsätze anstatt, wie man lange glaubte, einfach zu sein, in kurzer Entfernung von ihrem Ursprunge zahlreiche Verzweigungen entsenden, welche sich ihrerseits wieder theilen. Ein Theil derselben heftet sich, mittels einer großen Ausbreitung an die Wand von Blutgefäßen mittleren Durchmessers genau so an, wie es die Neurogliazellen thun; andere treten in innige Verbindung mit den sternförmigen Zellen, welche sich, wie wir gesehen haben, im Alveus zerstreut befinden; noch andere endlich kann man lange in der Nervensubstanz verfolgen, wo sie sich verlieren, ohne irgend eine besondere Verbindung bemerken zu lassen. Bezüglich dieser letzteren Endigungsweise der Verzweigungen der Ependymzellen muss ich hier bemerken, dass die einzelnen Ästchen etwas vor ihrer Endigung keine weiteren Zweige mehr abgeben, sondern eine mehr oder weniger lange Strecke einfach verlaufen und plötzlich ausgehen, indem sie ungemein zahlreiche kurze, unregelmäßige Theilungsäste entsenden, welche sehr nah bei einander bleiben und gleichsam einen Pinsel oder Schopf bilden, den man sehr gut mit dem Wurzelwerk eines Pflänzchens vergleichen kann. Mit der schwarzen Färbung von GOLGI kann man die verschiedenen Endigungs-

weisen der Ependymalfortsätze sehr gut beobachten, und nicht selten ereignet es sich, dass man auch solche sieht, welche bis in die von den Riesenpyramidenzellen eingenommene Zone reichen.

II. Schicht. Graue Windungsschicht. Schicht der Riesenpyramidenzellen (Taf. III, Fig. 1 b; Taf. IV, Fig. 2 und 3). — Diese Schicht begreift in sich das Stratum moleculare, das Stratum cellulosum, das Stratum radiatum und das Stratum lacunosum s. reticulare der alten Autoren. Diese verschiedenen Benennungen wurden auf Grund des verschiedenen Aussehens eingeführt, welches die fragliche Schicht darbietet und das davon abhängt, dass sich in gewissen Zonen entweder die Körper oder die Fortsätze der Zellen vereint finden.

Nach der eingehenden Beschreibung, welche uns GOLGI von der Morphologie und Anordnung der diese Schicht bildenden Zellen und von der Verhaltungsweise ihres Nervenfasersfortsatzes gab, bleibt mir nunmehr übrig, Etwas bezüglich der Erscheinungen zu sagen, welche wir mittels der WEIGERT'schen Reaktion beobachten. In der ganzen Masse der grauen Windungsschicht trifft man hier und da markhaltige Nervenfasern, welche isolirt in verschiedenen Richtungen verlaufen; besonders zahlreich sind dieselben in dem Raume, der sich an der Außenseite der Zellen befindet, d. i. in der nach außen zu vom Alveus und nach innen zu von den Zellkörpern eingenommenen Strecke, wo sie vorwiegend eine schiefe Richtung von innen nach außen, d. i. von den Zellen gegen den Alveus zu, einnehmen.

In dem Punkte, wo der Alveus mit der Fimbria in Verbindung tritt, ist die graue Windungsschicht sehr reich an markhaltigen Fasern; es sind dies zum Theil Fasern, welche sich von der Lamina nuclearis lösen und die graue Schicht durchkreuzen, um zum Alveus und zur Fimbria zu gehen, zum Theil solche, welche jenem Bündel angehören, das von den kleinen kugeligen Zellen der Fascia dentata ausgeht und welches, wie wir sahen, gleichfalls die Zellschicht durchkreuzt, um in den Alveus zu dringen. Gegen die innere Oberfläche dieser Schicht zu, wo dieselbe an die darunter befindliche Lamina nuclearis grenzt, bemerkt man zahlreiche markhaltige Fasern, welche von ihr sich abzweigen und in den Körper der Lamina selbst eindringen, indem sie an deren Bildung Theil nehmen.

Die diese Schicht bildenden Zellen haben, wie GOLGI nachwies, im Allgemeinen Pyramidenform, oder sie sind oval oder spindelförmig, und setzen sich mit einem kräftigen Protoplasmafortsatz gegen das Innere zu fort, welcher letzterer in geringer Entfernung vom Zellkörper zwei oder drei dicke Zweige entsendet, welche sich im Körper der Schicht

weiter theilen und Filamente bilden, die an den Fortsätzen der zahlreichen Neurogliazellen, welche in dieser Schicht in großer Menge zerstreut sind, endigen. Namentlich in dem tiefen Theile der grauen Schicht, in der Nähe der Lamina nuclearis ist es, wo die Verbindungen zwischen Neurogliazellen und Protoplasmafortsätzen besonders zahlreich sind. Hier sind auch die Blutgefäße reichlich, und nicht selten bemerkt man einige Protoplasmafortsätze direkt zu den Gefäßwänden sich begeben.

Die Protoplasmafortsätze, welche von den Zellen gegen außen hin abgehen, sind hingegen sehr dünn und pinselförmig angeordnet. Auch sie theilen sich wiederholt und entsenden zahlreiche feine Fäden, die den ganzen Körper des Alveus durchkreuzen und setzen sich mit jenen Neurogliazellen in Verbindung, welche, wie wir oben sahen, unter dem Ependym vorkommen.

Die Zellen der grauen Windungsschicht nehmen im Gegensatze zu dem, was bei allen Gehirnwindungen der Fall ist (einschließlich auch der Windung des Hippocampus, deren Fortsetzung diese Schicht ist), nicht den ganzen Durchmesser der Schicht ein, sondern sind in einer besonderen sehr regelmäßigen Zone angeordnet, die mehr nach außen zu liegt und in welcher sie manchmal in einer einzigen, ein ander Mal in zwei oder drei Reihen angeordnet sich finden. Je mehr wir uns dem Übergangspunkte der grauen Schicht in den Gyrus hippocampi (Subiculum Cornu Ammonis) nähern, um so mehr verbreitert sich diese Zone, verliert ihre Regelmäßigkeit, verschwindet allmählich und geht stufenweise in die Anordnung über, welche man bei allen Windungen antrifft.

Der funktionelle Fortsatz dieser Zellen zweigt sich gewöhnlich von jenem Theile des Zellkörpers ab, welcher gegen den Alveus zugekehrt ist, und verläuft in der Richtung dieser Faserschicht. Nicht selten jedoch findet man Nervenfasersfortsätze, welche von einer Seite der Zelle ihren Ursprung nehmen, oder auch von der Seite derselben, welche gegen die Lamina nuclearis gekehrt ist; wenn es aber in diesen beiden Fällen gelingt, dem genannten Fortsatz auf eine etwas längere Strecke zu folgen, so bemerkt man leicht, dass er in einer gewissen Entfernung von seinem Ursprunge seine Richtung wechselt und sich nach außen, d. h. gegen den Alveus zu wendet.

In kurzer Entfernung von der Zelle entsendet der Nervenfasersfortsatz eine große Menge von sekundären Filamenten, welche sich ihrerseits immer wiederholt theilen und ein sehr feines und verworrenes, in der ganzen grauen Schicht ausgebreitetes Flechtwerk bilden. Einige dieser Fortsätze verlieren ungeachtet dessen, dass sie zahlreiche



Verzweigungen entsenden, nicht ihre Individualität und lassen sich bis in die nächste Nähe des Alveus verfolgen; andere hingegen nehmen, indem sie sich vollständig wiederholt theilen, in ihrer Gesammtheit an der Bildung des diffusen Netzes Theil und entschwinden dem Auge des Beobachters.

Dieses von äußerst zarten und unregelmäßig verlaufenden Filamenten gebildete Netzwerk ist sehr gut sichtbar in den Präparaten, bei denen die schwarze Reaktion möglichst gut gelungen ist; nach außen zu in der Nähe des Alveus auch in der von den Zellkörpern eingenommenen Zone ist dasselbe dichter; weniger deutlich erscheint hingegen das Netz in dem tieferen Theile der grauen Windungsschicht, in der Nähe der Lamina nuclearis. Von diesem Netze gehen viele Fibrillen ab, welche sowohl nach außen im Alveus, als nach innen in der Lamina nuclearis verlaufen.

III. Schicht. — *Lamina medullaris circumvoluta sive Lamina nuclearis* (Taf. III, Fig. 1 c). Diese Schicht wird aus markhaltigen Nervenfasern gebildet, welche in ihrem Verlaufe der Richtung des Alveus und der grauen Windungsschicht folgen, zu welcher sie in inniger Beziehung stehen. Sie nimmt ihren Ursprung in demselben Punkte, welchem wir den Alveus entstammen sehen, d. i. dem von den zwei Schenkeln der Fascia dentata begrenzten Raume, wo, wie wir wissen, zahlreiche Riesenpyramidenzellen vorkommen, welche die Endigung der grauen Windungsschicht darstellen.

Durch die Anwesenheit dieser Zellen wird der fragliche Raum in zwei Theile getheilt: einen inneren, zwischen dem inneren Schenkel der Fascia dentata und der Endigung der grauen Windungsschicht — aus welcher, wie wir sahen, der Alveus entstammt —, und eine äußere, welche durch die genannte Endigung selbst und den äußeren Schenkel der Fascia dentata, gegeben wird.

Von hier aus begeben sich die Fasern dieser Schicht von rückwärts nach vorwärts, indem sie parallel mit der äußeren Oberfläche der grauen Windungsschicht verlaufen; in dem Punkte angelangt, in welchem sich dieselbe nach rückwärts krümmt, krümmen sich auch die Fasern der Lamina nuclearis und wechseln ihre Richtung, indem sie sich von vorn nach rückwärts begeben, und nicht mehr die äußere Oberfläche, sondern die innere der grauen Schicht selbst auskleiden; nach hinten zu setzen sie sich schließlich in die weiße Substanz fort, welche von außen das Subiculum und die Windung des Hippocampus bedeckt. Man bemerkt somit, dass die drei bisher beschriebenen Schichten sämmtlich die gleiche Entwicklung aufweisen und alle concentrisch verlaufen.

In dem Punkte, in welchem die Lamina nuclearis sich um das vordere Ende der Fascia dentata krümmt, entsendet sie zahlreiche Fasern nach innen und vorn, welche die von den Körpern der Riesenpyramidenzellen eingenommene Zone durchkreuzen und sich, wie wir bereits gesehen haben, zum Alveus und der Fimbria begeben. Sämmtliche, diese Schicht bildenden Fasern entstammen den Riesenpyramidenzellen. Einige erhalten ihre Myelinscheide sehr früh; der größte Theil hingegen entstammt dem ausgebreiteten Nervennetze der oben beschriebenen grauen Schicht. — Bezüglich des Durchmessers zeigen die Fasern der Lamina nuclearis die gleichen Verhältnisse, wie die den Alveus bildenden Fasern.

IV. Schicht. — Fascia dentata — Stratum granulosum (Fig. 4 e). Die Fascia dentata muss in zwei Schichten getheilt werden: in eine oberflächliche, welche aus markhaltigen Nervenfasern gebildet wird, die beiläufig  $\frac{1}{2}$  oder  $\frac{1}{5}$  der Dicke der Fascia einnehmen, und in eine tiefliegende, in welcher die dieser Region eigenen kleinen Zellen mit ihren Fortsätzen vertheilt sind.

a) Faserschicht (Fig. 4 d). Ich nenne diese Schicht die oberflächliche weiße Schicht der Fascia dentata. Dieselbe besteht größtentheils aus etwas feineren und zarteren markhaltigen Fasern, als jene, welche den Alveus und die Lamina nuclearis bilden; nicht selten jedoch findet man auch Fasern, welche einen verhältnismäßig großen Durchmesser haben. Dieselben bilden ein Bündel, welches in seinem Verlaufe der Gestalt des ganzen Ammonshorns folgt, wobei es sich jedoch stets in dem oberflächlichen Theile der Fascia dentata hält. In dem inneren Theile des Bündels, gegen seinen Anfang zu, wo dasselbe nicht mehr mit der Pia mater ausgekleidet ist, beginnt diese Schicht sich durch die Anwesenheit von feinen markhaltigen Fibrillen, welche sich allmählich in ein Bündel zusammenordnen, bemerkbar zu machen. In dem Punkte, in welchem die Fascia dentata sich zurückkrümmt, ist das Bündel bereits fertig gebildet und kann man es sehr deutlich verfolgen. Im weiteren Verlaufe aber verliert sich das oberflächliche weiße Bündel in der Lamina nuclearis selbst, vollzieht mit dieser die Krümmung und wechselt seine Richtung, indem es von rückwärts nach vorwärts bis zum Ende der Fascia dentata sich biegt.

Auf diesem ihrem Verlaufe sind die beiden Lagen eng mit einander verbunden (das oberflächliche weiße Bündel innen, die Lamina nuclearis außen), jedoch nicht so eng, dass sich nicht zwischen denselben eine Trennungslinie erkennen ließe, welche hauptsächlich durch die Gegenwart zahlreicher Gefäße angedeutet wird, von denen in Querschnitten des großen Seepferdefußes einige schief, andere longi-

tudinal geschnitten erscheinen. Ich muss jedoch bemerken, dass während dieses Verlaufes ohne Zweifel ein Übergang von Nervenfasern aus der einen in die andere Schicht statthat. Nach vorn zu, gegen das Ende der Fascia dentata, entfernen sich die beiden fraglichen Lagen neuerdings von einander und verlaufen getrennt. Die Fasern der Lamina nuclearis winden sich, wie wir gesehen haben, um dieses Ende und verlieren sich in dem von der Endigung der grauen Windungsschicht und dem äußeren Schenkel der Fascia dentata begrenzten Raume; die Fasern der oberflächlichen weißen Schicht haben zwar einen gleichen Verlauf, aber die Krümmung, welche sie um das Ende der Fascia dentata vollziehen, besitzt einen weit kleineren Radius. Ein Blick auf Taf. III giebt, besser als jede noch so eingehende Beschreibung, eine exakte Vorstellung von dem ziemlich complicirten Verlaufe dieser Fasern.

In dem Theile der Fascia dentata, welcher unbedeckt bleibt, bemerkt man leicht, dass die oberflächliche weiße Schicht nicht genau an der Peripherie der Fascia selbst verläuft, sondern dass zwischen dieser und dem Bündel noch eine äußerst dünne Schicht besteht, in welcher die Nervenfasern vollkommen fehlen, mit anderen Worten, wir sehen in diesem Punkte die von MARTINOTTI beschriebene Anordnung, welcher wir bereits oben Erwähnung gethan, sich wiederholen. Diese dünne Schicht, welche, wie ich sagte, in dem ganzen unbedeckten Theile der Fascia dentata deutlich sichtbar ist, wird in dem Punkte, in welchem dieselbe mit dem Subiculum cornu Ammonis zusammentrifft, weniger deutlich und verschwindet nach und nach in Folge der Verschmelzung, welche in diesem Punkte zwischen der Lamina nuclearis mit dem oberflächlichen Bündel der Fascia dentata zu Stande kommt (vgl. Taf. III).

Mit Hilfe der schwarzen Färbung von GOLGI lässt sich feststellen, dass die genannte von Nervenfasern vollkommen freie dünne Schicht an Neurogliazellen sehr reich ist, welche nahezu eine zusammenhängende Schicht bilden. Diese Zellen finden sich überall in der oberflächlichen weißen Schicht, hauptsächlich aber in der Strecke, in welcher erstere vereint mit der Lamina nuclearis verläuft. Wir werden sehen, dass eben an diesen strahlenförmigen Zellen ein großer Theil der Protoplasmafortsätze der kleinen kugeligen Zellen endigt. Augenscheinlich ist die Gegenwart dieser Neurogliaschicht ein neuer Beweis zu Gunsten der Ansicht, welche dafür spricht, dass die Fascia dentata eine wirkliche Hirnwindung sei.

In der oberflächlichen weißen Schicht finden sich nahe an den Neurogliazellen auch Nervenzellen; dieselben müssen jedoch außerordentlich selten sein, denn bei 50 und mehr untersuchten Seepferde-



füßen konnte ich nur vier- oder fünfmal Schnitte finden, bei welchen dieser Befund mit absoluter Gewissheit festgestellt werden konnte. Fig. 7 (Taf. V) stellt eine dieser isolirten Nervenzellen inmitten der Fasern des oberflächlichen Bündels dar, deren Nervenfasersfortsatz, dem ich eine gute Strecke lang folgen konnte, sich in einer großen Menge Fäden auflöste, indem er dabei seine Individualität verlor. Auch hier haben wir wie bei dem Alveus Ursache zu glauben, dass es sich um zur Fascia dentata gehörige Elemente handelt, welche während der embryonalen Entwicklung außerhalb der regelmäßig von den kugeligen Zellen eingenommenen Zone geblieben sind; ihre zumeist spindelförmige Gestalt steht unzweifelhaft in Beziehung zur Umgebung, in welcher sie sich entwickelt haben.

Welches ist der Ursprung der Nervenfasern der oberflächlichen weißen Schicht der Fascia dentata? Der größte Theil derselben entstammt den kleinen kugeligen, dieser Region eigenen Zellen; andere spärlichere entstehen aus den Riesenpyramidenzellen der grauen Windungsschicht.

Bezüglich des ersteren Ursprungs werde ich sofort zu zeigen haben, wie der zu Stande kommt, doch möchte ich schon vorläufig bemerken, dass man mit der WEIGERT'schen Färbung feststellen kann, dass während des ganzen Verlaufes des fraglichen Bündels fortwährend markhaltige Nervenfasern zu demselben gelangen, welche der von den kugeligen Zellen eingenommenen Zone entstammen.

Die Fasern, welche aus der grauen Windungsschicht zu diesem Bündel gelangen, sind nicht reichlich. In der Strecke, in der die beiden Lagen der Fascia dentata hart neben einander verlaufen und in dem Punkte, in welchem die Lamina nuclearis sich um das Ende der Fascia dentata windet, dringen nervöse Fortsätze der Riesenpyramidenzellen ein, welche sich zerstreut in der durch die Krümmung der Fascia dentata begrenzten Höhlung befinden. Wir haben gesehen, dass die in dieser Zone existirenden Zellen mit ihrem Nervenfasersfortsatze ein Netz bilden, aus welchem Fasern des Alveus und der Lamina nuclearis ihren Ursprung nehmen; aus demselben Netze entspringen auch nicht sehr reichliche Filamente, welche man, während sich dieselben um das vordere Ende der Fascia winden, bis in diese Gegend verfolgen kann, wo sich die Existenz des oberflächlichen weißen Bündels mittels der WEIGERT'schen Methode nachweisen lässt.

b) Zellschicht (Fig. 1 e, 2). Diese Schicht begreift in sich das Stratum moleculare secundum und das Stratum granulosum der Älteren; letzteres entspricht der von den Zellkörpern, ersteres der von den Protoplasmafortsätzen eingenommenen Zone.

Die dieser Region eigenen Zellen sind klein (ihr Körper misst 10—20  $\mu$  im Breitendurchmesser und 15—30  $\mu$  in der Länge) und haben eine kugelige oder ovale Form; sehr selten sind sie pyramiden- oder birnförmig oder anders gestaltet. Dieselben stehen sehr regelmäßig an der tiefen Grenze der Fascia dentata, wo sie eine meist einfache, das andere Mal eine doppelte, seltener eine dreifache oder auch vierfache Reihe bilden. Bezüglich der Art und Weise, in welcher vom Körper dieser Zellen die Protoplasmafortsätze und der Nervenfasersfortsatz abgehen, besteht hier eine große Übereinstimmung zwischen diesen Zellen und denen von PURKINJE, d. h. von der oberflächlichen Seite der Zellen entspringen sämtliche Protoplasmafortsätze und die andere entgegengesetzte tiefe Seite entsendet allein den funktionellen Fortsatz. In einem einzigen Falle konnte ich finden, dass der funktionelle Fortsatz sich von der Wurzel eines Protoplasmafortsatzes ablöste; aber auch in diesem Falle krümmte sich dieser Fortsatz sofort nach seinem Ursprunge nach innen, um sich in die Gegend zu begeben, in welche diejenigen der übrigen Zellen liefen.

Die Protoplasmafortsätze, deren es gewöhnlich vier, fünf oder sechs giebt, theilen sich sofort nach ihrer Abzweigung von der Zelle dichotomisch und gehen sämtlich auf die oberflächliche weiße Schicht zu, welche sie durchkreuzen, um schließlich mit den Fortsätzen der oberflächlichen Neurogliazellen, welche wir schon oben beschrieben haben, in Verbindung zu treten, eine Verbindung, die in jenem Theile der Fascia dentata am besten sichtbar ist, welche unbedeckt bleibt und in der die nervenfaserfreie, aus sternförmigen Zellen bestehende Schicht deutlich ist. Wenn die Silberreaktion gut gelingt, kann man die Protoplasmafortsätze bis in diese Schicht verfolgen und sich von ihrer Endigungsweise überzeugen.

Neurogliazellen existiren nun übrigens zerstreut in der ganzen Fascia dentata, auch in der von den Zellkörpern eigenommenen Zone; auch sind in dieser Region die Blutgefäße sehr reichlich und nicht selten sieht man eine Protoplasmaverzweigung anstatt bis jenseits der oberflächlichen weißen Lage zu gehen, früher endigen und sich entweder mit einer Neurogliazelle in Verbindung setzen oder auch mittels einer kleinen Ausbreitung direkt an die Wand eines Blutgefäßes sich anheften.

Betreffs der Nervenfasersfortsätze dieser Zellen muss ich vor Allem die Aufmerksamkeit auf einen Umstand lenken, den GOLGI mit Recht betont, und zwar auf den, dass im ganzen Nervensysteme vielleicht keine andere Region besser zum Studium der Art und Weise sich eignet, in welcher die Verbindung zwischen Zellen und Nervenfasern zu Stande

kommt, als die Fascia dentata des großen Seepferdefußes. Trotz der gegentheiligen Behauptungen der Autoren muss ich sagen, dass wir gerade in dieser Region Alles zu beobachten im Stande sind, was uns die kostbare Methode der schwarzen Färbung bezüglich der Verhaltungsweise der Nervenfasersätze und betreffs des centralen Ursprungs der Nerven, an Feinem, Zartem, und zu gleicher Zeit von Exaktem zu bieten vermag. In den Fällen, in welchen die Reaktion gut gelingt, vermögen wir die funktionellen Fortsätze dieser Zellen mit allen ihren Verzweigungen auf große Strecken hin zu verfolgen und ihre Übergänge in Faserbündel nachzuweisen. Wenn wir andererseits einer beliebigen Faser des Nervenbündels nachgehen, können wir sie bis zu dem Punkte verfolgen, in welchem sie sich mit einer der Zellen der Fascia dentata in Verbindung setzt, und uns eine genaue Vorstellung machen von der Art und Weise, wie diese Verbindung zu Stande kommt.

Der Nervenfasersatz, welcher, wie ich eben sagte, seinen Ursprung von dem einen Pole der Zelle nimmt, begiebt sich direkt mit einem mehr oder weniger wellenförmigen Verlaufe in den von der Krümmung der Fascia dentata umschriebenen Raum, und beginnt in der Entfernung von 25—30  $\mu$  seitliche feine Ramifikationen zu entsenden, welche sich ihrerseits wieder theilen und, indem sie sich mit den Fortsätzen der benachbarten Zellen verknüpfen, ein sehr feines und verwickeltes Netzwerk bilden, welches eine ziemlich gut begrenzte Zone einnimmt, die sich in der ganzen Länge der Fascia dentata ausbreitet und concentrisch mit derselben verläuft, indem sie genau deren Krümmung folgt. Der Dickendurchmesser dieser Zone ist im Mittel 50—60  $\mu$  (beim Kaninchen), gegen das Ende der Fascia dentata zu zeigt sie sich jedoch ein wenig dünner.

Wenn wir die Nervenfasersätze dieser Zellen so weit als möglich bis in das Netz hinein verfolgen, sehen wir, dass einige von ihnen, wenn gleich sie bei der Durchkreuzung des Netzwerkes zahlreiche, sekundäre Verzweigungen aussenden, welche zur Bildung desselben mit-helfen, trotzdem ihre Individualität nicht verlieren sondern sich durch das ganze Netz hindurch verfolgen lassen, aus welchem sie schließlich austreten, um in eine Nervenfaser sich fortzusetzen. Andere hingegen lösen sich, kaum in das Netzwerk eingetreten, in äußerst feine Filamente auf, und nehmen in Gesammtheit an der Bildung des Netzes Theil. Augenscheinlich verhalten sich die ersteren wie zu den Zellen des ersten Typus gehörige Fortsätze, die letzteren wie Fortsätze von Zellen des zweiten Typus. In Taf. V sind die Figuren 9 und 10 ein treues Bild zweier Zellen der Fascia dentata, welche sich durch das



Verhalten ihres funktionellen Fortsatzes unzweifelhaft als solche des ersten Typus oder als motorische manifestiren, und Fig. 11 stellt eine Zelle derselben Region dar, deren Nervenfasersfortsatz uns sagt, dass sie dem zweiten Typus angehöre.

Zu denselben Ergebnissen gelangen wir, wenn wir den Nervenfasern folgen, welche in dieses Netzwerk eintreten. Dann finden wir, dass ein Theil derselben das Netz einfach durchkreuzt, indem sie spärliche sekundäre Ramifikationen ausschicken, und sich dann direkt in den funktionellen Fortsatz einer kugelförmigen Zelle fortsetzen; andere hingegen lösen sich, kaum in das Netz eingetreten, in eine so große Anzahl Verzweigungen auf, dass sie in Kürze dem Auge des Beobachters vollständig entschwinden.

Wir sehen also, dass entsprechend der verschiedenen Verhaltungsweise des funktionellen Fortsatzes, dem fraglichen Netzwerke Nervenfasern des ersten und des zweiten Typus entspringen. Thatsächlich bemerkt man, wenn man die vom Netzwerk eingenommene Zone in ihrem ganzen Verlaufe verfolgt, leicht, dass von demselben zahlreiche Fibrillen sich loslösen, welche sich sowohl gegen den von der Krümmung der Fascia dentata umfassten Raum als gegen die Fascia dentata selbst, in die von den kleinen kugeligen Zellen eingenommene Zone sich begeben.

Die ersteren gehen in jenen Raum, in welchem die graue Windungsschicht endigt; der größte Theil von ihnen wird von dem Hauptstamme des Nervenfasersfortsatzes vieler kugeligen Zellen gebildet, welcher, nachdem er beim Durchkreuzen der vom Netze eingenommenen Zone zahlreiche Verzweigungen abgegeben, dasselbe verlässt und zur Bildung einer Nervenfaser schreitet; nur einige sieht man, wenn man sie bis in das Netzwerk hinein verfolgt, sich theilen und wieder theilen, so dass sie sich in demselben vollkommen auflösen. Diese Fasern verlaufen alle außerhalb des Netzes eine gewisse Strecke lang für sich und convergiren sämmtlich gegen das äußere Ende der Fascia dentata, wo sie sich in ein einziges Bündel zusammenlegen, welches sich nach vorn und innen biegt, die graue Windungsschicht durchkreuzt und an der Bildung des Alveus und der Fimbria Theil nimmt, indem es gleichzeitig spärliche Fasern zur Lamina nuclearis und zum oberflächlichen weißen Bündel der Fascia dentata entsendet. Es muss bemerkt werden, dass die fraglichen Fasern auf ihrem ganzen Verlaufe vom Netze bis zum Bündel und auch im Inneren desselben, so lange sie nicht mit einer Myelinscheide versehen sind, ab und zu kleine Anschwellungen oder Knötchen von dreieckiger oder ovaler Form darbieten, welche sich mit Silbernitrat gleichfalls intensiv schwarz färben. Im Inneren des Netz-

werkes sind dieselben spärlich und werden erst außerhalb desselben etwas reichlicher. Fig. 9 stellt eine kugelige Zelle dar, deren Nervenfasersfortsatz auf der ganzen Strecke, welche das Netz durchkreuzt, keinerlei Knötchen zeigt, wohl aber feine Verzweigungen abgibt; aber kaum aus der Netzzone herausgetreten, bevor er noch das Nervenfaserbündel erreicht, zeigt er sich mit Anschwellungen ausgestattet. Je mehr die Nervenfasern von ihrem Ursprunge sich entfernen, um so mehr verschwinden die Knötchen und umhüllen sich die Fasern mit Myelin.

Aber auch von dem peripherischen Theile des Netzwerkes zweigen sich, wie ich sagte, Fibrillen ab, und diese wenden sich gegen die Fascia dentata und bilden den Ursprung des oberflächlichen weißen Bündels. Dieselben sind ein wenig feiner als die oben beschriebenen, welche sich von dem tiefen Theile des Netzes loslösen, lassen sich auch in der von den Protoplasmafortsätzen der kugeligen Zellen eingenommenen Zone sehr deutlich unterscheiden, und bis gegen die Oberfläche der Fascia hin verfolgen, wo uns die WEIGERT'sche Reaktion die Gegenwart des oberflächlichen weißen Bündels nachgewiesen hat. Dieses Bündel entspringt somit von den Verzweigungen der Nervenfasersfortsätze der Zellen der Fascia dentata und dem von denselben gebildeten Netze; und thatsächlich sehen wir, dass auf der Strecke, wo die Fascia unbedeckt bleibt, d. h. an ihrem Beginne, das oberflächliche weiße Bündel nur von wenigen Fasern dargestellt wird, welche allmählich an Zahl zunehmen, je mehr dasselbe auf seinem Verlaufe an der Oberfläche der Fascia fortschreitet, und neue Fibrillen erhält, welche sich vom Netze loslösen. Wenn wir einer dieser oberflächlichen Fibrillen folgen, um zu untersuchen, in welcher Weise sie entspringt, so finden wir, dass dies sehr schwierig ist, weil die Fibrillen, kaum ins Netz eingetreten, oft genug, noch bevor sie dasselbe erreicht haben, sich in eine große Anzahl äußerst feiner Filamente auflösen, welche nur zu bald dem Auge des Beobachters entweichen. Augenscheinlich haben wir es hier mit Nervenfasern zu thun, welche sich in der von GOLGI bei den Fasern des II. Typus beschriebenen Weise verhalten, d. h. sie verlieren, indem sie sich wiederholt theilen, ihre Individualität und nehmen insgesamt an der Bildung des oben erwähnten ausgebreiteten Netzes Theil.

Auf Grund der von uns beim *Cornu ammonis* mit GOLGI's Methode erhaltenen Resultate können wir also sagen, dass an der Bildung des fraglichen Netzwerkes Theil nehmen:

- 1) die Verzweigungen der Nervenfasersfortsätze jener Zellen der Fascia dentata, welche sich gleich Zellen des I. Typus verhalten;
- 2) der ganze Nervenfasersfortsatz jener Zellen der Fascia dentata, welche sich wie Zellen des II. Typus verhalten;

3) die sekundären Verzweigungen der Achsencylinder der Nervenfasern, welche das Bündel bilden, das von der Fascia dentata zur Fimbria geht;

4) die Gesammtheit der Achsencylinder jener wenigen Zellen desselben Bündels, welche sich wie Zellen des II. Typus verhalten und ferner gleichfalls die Gesammtheit der Achsencylinder der Fasern, welche das oberflächliche weiße Bündel bilden.

Die Nervenfasern, die von Zellen des I. Typus entspringen, scheinen vorwiegend gegen das Centrum des Ammonshornes sich zu begeben. Ich sage absichtlich vorwiegend, da, wenn gleich es mir nicht gelungen ist, unter den zum oberflächlichen weißen Bündel laufenden Nervenfasern, solche des ersten Typus zu entdecken, ich nichtsdestoweniger, wie bereits bemerkt, nicht selten Beispielen von Fasern des II. Typus unter denen begegnet bin, die sich zum Alveus und zur Fimbria begeben.

Viele Fasern, die dem oben erwähnten Netze entspringen, umgeben sich mit einer Myelinscheide, so lange sie noch im Netze selbst sind, welches sie bereits markhaltig verlassen. Diese Thatsache wird uns durch die WEIGERT'sche Färbung offenbar, welche uns fast in derselben Zone, in der uns die Methode von GOLGI den Zusammenhang des nervösen Netzes mit den kugeligen Zellen nachgewiesen hat, auch ein feines Geflecht von sehr dünnen und zarten markhaltigen Fasern sehen lässt, welches auf seinem Verlaufe der Krümmung der Fascia dentata folgt und im Mittel einen Dickendurchmesser von 30—40  $\mu$  zeigt, der in gewissen Punkten aber (hauptsächlich in der Nähe des vorderen Endes der Fascia dentata) auch 45—50  $\mu$  erreichen kann. Aus diesem Flechtwerk sieht man zahlreiche markhaltige Fasern abgehen, welche sich sowohl gegen den tiefen Theil des Bündels, das zum Alveus und zur Fimbria geht, als gegen den peripherischen Theil des oberflächlichen weißen Bündels begeben. In Betreff dieser letzteren ist die Thatsache bemerkenswerth, dass dieselben sofort nach Durchkreuzung der von den Körpern der kleinen Zellen eingenommenen Zone, ein zweites Netzwerk bilden, welches sich in dem tiefsten Theile der Strecke befindet, in der die Protoplasmafortsätze verlaufen und aus welchem Netzwerk äußerst zahlreiche markhaltige Fasern ausgehen, die zur Bildung des oberflächlichen Bündels schreiten. Ein sehr klares Bild über die Art der Bildung dieses zweiten Netzes und des oberflächlichen weißen Bündels gewinnt man aus Fig. 3.

Schließlich bemerke ich noch, dass man inmitten des von den funktionellen Fortsätzen der kugeligen Zellen gebildeten Netzwerkes außer einer großen Anzahl von Neurogliazellen nicht selten auch iso-



lirten Nervenzellen begegnet, welche uns durch ihre ausgeprägte Spindelform an die großen Nervenzellen derselben Form erinnern, welche GOLGI (22) in der Körnerschicht (II. Schicht) der Kleingeirnwindungen des Menschen beschrieb. Dieselben (Fig. II bei *a a a*) befinden sich vorzugsweise in der äußersten peripherischen Portion des Netzes, d. h. nahe an den Körpern der kleinen Zellen und, wie es scheint, nur in jenem Theile des Netzes, welcher den längeren Schenkel der Fascia dentata (in Bezug auf die Medianlinie des Gehirns den äußeren Schenkel) begleitet. Sie sind verschieden groß; man kann sagen, dass ihr Breitendurchmesser zwischen 15 und 30  $\mu$  wechselt; ihre Länge ist unbestimmt, da der Zellkörper stufenweise in die Protoplasmafortsätze der beiden Pole übergeht, welche im Allgemeinen kräftig, sehr lang und nicht sehr verzweigt sind. Der funktionelle Fortsatz geht in der Regel von einer Seite des Zellkörpers ab, doch kann man denselben wegen des dichten Netzes, welches von allen Seiten die Zelle umgibt, nur mit großer Schwierigkeit verfolgen. In den meisten Fällen schien es mir, als löse er sich vollständig in feine Fäserchen auf und nehme an der Bildung des um ihn befindlichen Netzes Theil (Fig. 8). Aller Wahrscheinlichkeit nach gehören diese Zellen zur Endportion der grauen Windungsschicht, wo die dieser Schicht eigenen Elemente nicht in einer regelmäßigen und deutlich begrenzten Zone angeordnet stehen.

---

**Schlussfolgerungen.** — Von den Schlussfolgerungen, welche ich aus diesen meinen Untersuchungen ableiten zu können glaube, betreffen einige in besonderer Weise die feine Anatomie des großen Seepferdefußes, andere die Histologie des Nervengewebes im Allgemeinen.

Was die Anatomie des großen Seepferdefußes betrifft, so geht aus dem bisher Dargelegten hervor:

1) dass sich an der Bildung dieser Region zwei deutlich von einander geschiedene intrasflectirte Gehirnwindungen betheiligen, welche von der grauen Windungsschicht und der Fascia dentata dargestellt werden. Dass man diese beiden Schichten wirklich den Gehirnwindungen zuschreiben muss, beweist uns die Thatsache, dass man in ihnen die gleiche Anordnung der Theile antrifft, welcher man in allen Windungen begegnet, d. h. eine Neurogliaschicht außen, hierauf eine Schicht Nervenfasern und schließlich die Zellschicht; der einzige Unterschied zwischen diesen und den anderen Windungen besteht in der Disposition der Nervenzellen, welche bei ersteren in einer scharf begrenzten Zone stehen, während sie bei letzteren ohne Regel in der ganzen Schicht vertheilt sind. Dass es sich endlich thatsächlich um zwei

Windungen, und nicht einfach um zwei Schichten einer und derselben Windung handelt, ergibt sich

a. aus dem ganz entgegengesetzten Verlaufe der grauen Windungsschicht und der Fascia dentata; in der That bilden dieselben auf ihrem Verlaufe zwei sehr deutliche U-förmige Krümmungen, welche sich mit ihrer Konkavität gegenüberstehen und sich in der Weise vereinigen, dass der eine Schenkel der einen von der Konkavität der anderen umschlossen wird;

b. aus der Thatsache, dass die Nervenzellen, welche die beiden Schichten bilden, ihre funktionellen Fortsätze in diametral entgegengesetzten Richtungen aussenden.

2) dass zwischen der Fascia dentata und der grauen Windungsschicht wohl ein Sulcus besteht, in welchem sich zahlreiche Blutgefäße treffen, nichtsdestoweniger findet sich zwischen der einen und anderen Windung nicht jene reine Abgrenzung, welche DUVAL annimmt, denn ohne Zweifel besteht ein Übergang von Nervenfasern aus einer in die andere Schicht.

3) dass die graue Windungsschicht aus Riesenpyramiden- oder spindelförmigen Zellen gebildet wird, deren funktioneller Fortsatz sich vorzugsweise gegen den Alveus richtet. Aus diesen Zellen nehmen größtentheils die Fasern des Alveus und fast alle der Lamina nuclearis ihren Ursprung; die ersteren treten direkt in Verbindung mit den Zellen (Zellen und Fasern des I. Typus); die letzteren hingegen entspringen aus dem im ganzen Durchmesser der Schicht ausgebreiteten und von den Verzweigungen der Nervenfasersfortsätze der Zellen gebildeten Nervenetze (Fasern des II. Typus). Hierbei muss bemerkt werden, dass unter den ersteren auch Fasern des II. Typus spärlich und unter den letzteren Fasern des I. Typus sehr selten vorkommen.

4) dass die Fascia dentata aus kleinen kugeligen Zellen besteht, deren Protoplasmafortsätze sich bis zur Peripherie der Fascia begeben, wo sie endigen, indem sie mit den zahlreichen Neurogliazellen, welche daselbst, wie in allen Windungen eine Schicht bilden, in Verbindung treten und deren isolirter funktioneller Fortsatz sich gegen den tiefliegenden Theil hin biegt, wo er ein sehr feines und zartes Netz bildet, das eine deutlich begrenzte Zone einnimmt. Aus diesem Netz entspringt der größte Theil der Fasern eines Bündels, das von der Fascia dentata zum Alveus und zur Fimbria geht, und fast alle Fasern des Bündels, welches in der Peripherie dieser Region verläuft und das ich oberflächliches weißes Bündel der Fascia dentata genannt habe. Die Fasern des ersteren Bündels sind vorwiegend Fasern des ersten Typus, jene des letzteren hingegen sind vorwiegend Fasern des II. Typus.

5) dass an der Bildung des Alveus und der Fimbria außer den Fasern, welche direkt den Riesenpyramidenzellen entspringen, und außer dem der Fascia dentata entstammenden Bündel auch andere Fasern sich betheiligen, welche zur Lamina nuclearis und zur oberflächlichen weißen Schicht gehören.

6) dass an der Bildung der Lamina nuclearis außer den dem ausgebreiteten Nervennetze der grauen Windungsschicht entstammenden Fasern auch andere der oberflächlichen weißen Schicht und jenem Bündel angehörige Fasern sich betheiligen, welche sich aus der Fascia dentata zum Alveus und zur Fimbria begeben.

7) dass der größte Theil der die oberflächliche weiße Schicht bildenden Fasern aus dem den kugeligen Zellen entstammenden Nervennetze seinen Ursprung nimmt; zu diesen Fasern treten noch andere, welche der Lamina nuclearis und jenem Bündel angehören, das sich aus der Fascia dentata zum Alveus und zur Fimbria begiebt.

8) dass dieses Bündel fast ausschließlich den Zellen der Fascia dentata entstammt; an dasselbe schließen sich einige wenige dem oberflächlichen weißen Bündel und der Lamina nuclearis angehörige Fasern an.

9) dass unter den Fasern des oberflächlichen weißen Bündels außer den Neurogliazellen auch spärliche Nervenzellen existiren, deren funktioneller Fortsatz mit den Fasern des Bündels selbst in Verbindung steht.

10) dass in dem von den Verzweigungen der funktionellen Fortsätze der kleinen Zellen gebildeten Netze isolirte zumeist spindelförmige Nervenzellenelemente bestehen, deren Nervenfasersfortsatz zur Bildung des Netzes selbst beiträgt.

Die Schlussfolgerungen bezüglich der Histologie des Nervensystems im Allgemeinen, welche ich aus diesen meinen Untersuchungen ziehe, sind wesentlich dieselben, welche GOLGI bereits so ausführlich in seinen verschiedenen Publikationen niedergelegt hat und welche zu {wiederholen ein müßiger Vorgang wäre; ich werde mich somit darauf beschränken, die Aufmerksamkeit auf einige der Resultate dieses Autors zu lenken, welche am stärksten bekämpft wurden, oder welche auch noch heute nicht von Allen vollkommen anerkannt sind, und die man gleichzeitig in der von mir studirten Region mit aller Leichtigkeit nachweisen kann. Dieselben sind die folgenden:

1) Die Protoplasmafortsätze der Nervenzellen treten mit den Nervenfasern in absolut keine Verbindung; dieselben heften sich mittels ihrer letzten Verzweigungen, welche besondere Endausbreitungen darbieten, an die Fortsätze der Neurogliazellen und an die Wände der



Blutgefäße an. Durch diese Verbindungen, welche sich namentlich im Hippocampus mit aller Leichtigkeit feststellen lassen, ist es klar, dass die Protoplasmafortsätze als die Wege betrachtet werden müssen, auf welchen die Diffusion des Nährplasmas aus den Blutgefäßen und den Neurogliazellen in die eigentlichen Nerven Elemente erfolgt.

2) Es bestätigt sich ferner die von GOLGI beobachtete Thatsache, dass die Protoplasmafortsätze mit ihren Verzweigungen die Neigung haben, sich vorzugsweise in Gegenden zu begeben, wo die Nervenfasern fehlen; auch in der Fascia dentata, wo man gesucht hat, diese Thatsache zu negiren, haben wir gesehen, dass die Protoplasmafortsätze der kleinen kugeligen Zellen (hauptsächlich in der unbedeckt bleibenden Portion der Fascia) sich zur Peripherie derselben begeben, wo eine ausschließlich von Neurogliazellen gebildete, von Nervenfasern vollkommen freie Schicht sich befindet.

3) Die den Bündeln der Nervenfasern zugehörigen Zonen sind in den Centren nicht so deutlich begrenzt, wie man es im Allgemeinen annimmt. In der Regel nehmen an der Bildung eines bestimmten Bündels Fasern Theil, welche von deutlich geschiedenen Hirnregionen abstammen; so haben wir gesehen, dass an der Bildung des Alveus, der Lamina nuclearis und des oberflächlichen weißen Bündels Nervenfasern Theil nehmen, welche sowohl den Zellen der grauen Windungsschicht als denen der Fascia dentata entstammen, die zweien von einander deutlich geschiedenen Windungen angehören.

4) Die Nervenzellen, welche eine bestimmte Hirnregion bilden, verhalten sich nicht in der gleichen Weise bezüglich ihres Nervenfortsatzes, d. h. man trifft in den Nervencentren keine Region, welche ausschließlich von Zellen des I., oder ausschließlich von Zellen des II. Typus gebildet wird, sondern nur Regionen, deren Zellen vorwiegend der einen oder der anderen Kategorie angehören. Die Untersuchungen von GOLGI haben uns nachgewiesen, dass die Zellen des I. Typus motorischer oder psychomotorischer Natur, und jene des II. Typus sensorischer oder psychosensorischer Natur sind, und sind wir daher zu dem Schlusse berechtigt, dass man in den Nervencentren keine ausschließlich motorischen oder sensitiven Gegenden, sondern nur vorwiegend motorische oder vorwiegend sensitive antrifft.

5) Ferner finden sich in den Nervencentren keine ausschließlich aus Fasern des I., oder aus solchen des II. Typus gebildeten Bündel, sondern es konkurriren bei der Bildung derselben stets in verschiedenem Verhältnisse Nervenfasern der einen und der anderen Kategorie. Da nun GOLGI auch bezüglich der Fasern nachgewiesen hat, dass jene des I. Typus der motorischen Sphäre und jene des II. Typus der Em-

pfundungssphäre angehören, so müssen wir schließen, dass in den Nervencentren auch keine ausschließlich motorische oder ausschließlich sensitive, sondern nur vorwiegend motorische und vorwiegend sensitive Faserbündel vorkommen.

Pavia, im November 1890.

### Litteratur.

1. G. GOLGI, Sulla fina Anatomia degli Organi Centrali del Sistema nervoso. Milano 1886.
2. C. TOLDT, Lehrbuch der Gewebelehre. III. Aufl. mit einer topographischen Darstellung des Faserverlaufes im Centralnervensystem von Professor O. KÄHLER in Prag. Stuttgart, Enke 1888.
3. RAMÓN Y CAJAL, Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. VI; Gaz. medica Catalana 1889; Rivista trimest. de Hist. 1889. No. 3 u. 4; Gazeta sanitaria 1890; Anat. Anz. 1890. Nr. 3 u. 4; Trabajos del hab. anat. 1890.
4. FOREL, Einige hirnanatomische Betrachtungen u. Ergebnisse. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankheiten. Bd. XVIII. 3. Heft. 1887. p. 162.
5. KLEBS, Die krankhaften Störungen des Baues und der Zusammensetzung des menschl. Körpers. Jena 1889.
6. FLECHSIG, Über eine neue Färbungsmethode des centralen Nervensystems in Ber. d. sächs. Akad. 1889; Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth. 1889. Hft. 5 u. 6.
7. KÖLLIKER, Über GOLGI's Untersuchungen, den feineren Bau des centralen Nervensystems betreffend. in: Sitzungsab. der Würzb. physik.-med. Gesellsch. X. Sitzung vom 2. Mai 1887.
- Die Untersuchungen von GOLGI über den feineren Bau des centralen Nervensystems. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887. Nr. 15. p. 480.
8. MARTINOTTI, Contributo allo studio della corteccia cerebrale ed all' origine dei nervi. Annali di freniatria e scienze affini del R. Manicomio di Torino 1889. Vgl. dieselbe Arbeit in: Internationale Monatsschrift für Anat. und Physiol. Tom VII. fasc. 2<sup>e</sup>. p. 69.
9. KUPFFER, De cornu ammonis textura. 1859.
10. MEYNERT, in: STRICKER's Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. 1870; Psychiatrie. Wien 1884.
11. HUGUENIN, Anatomie des Centres nerveux. Trad. p. TH. KELLER. Paris 1879. p. 72—133.
12. KRAUSE, Handbuch der menschl. Anatomie. Bd. I. Hannover 1876. p. 444.
13. DUVAL, La Corne d'Ammon. Archives de Neurologie. Tome II. 1881. p. 161—173 e Tome III. 1882. p. 1—54.
14. GIACCOMINI, Fascia dentata del Grande Hippocampo nel Cervello Umano. Giornale della R. Accad. di Med. di Torino. Fasc. 11 e 12. 1883.
15. PAL, Wiener med. Jahrbuch. Neue Folge. 1886—1887.
16. GREPPIN, Weiterer Beitrag zur Kenntnis der GOLGI'schen Untersuchungsmethoden des centralen Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1889.

17. MONDINO, Sull' uso del bicloruro di mercurio nello studio degli organi centrali del sistema nervoso. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. II. 1885. p. 157.
18. SEHRWALD, Zur Technik der GOLGI'schen Färbung. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. VI. Heft 4. p. 443.
19. SAMASSA, Zur Technik der GOLGI'schen Färbung. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. VII. Heft 1. p. 26.
20. MARCHI, Sulla fina struttura dei corpi striati e dei talami ottici. Rivista sperimentale di freniatria o di med. Legale. Vol. XII. fasc. 4. 1886.
21. MAGINI, Ricerche istologiche sui prolungamenti delle cellule epiteliali dell'ependima. Bollett. della R. Accad. Medica di Roma. Anno XV. fasc. IV e V. Seduta del 24 Febbraio 1889.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel III—V.

Fig. 1. Querschnitt des großen Seepferdefußes des Kaninchens. Färbung mit Hämatoxylin nach der Methode von WEIGERT. Geringe Vergrößerung.

- a, Alveus;
- b, Stratum griseum circumvolutum oder Schicht der großen Ganglienzellen;
- c, Lamina medullaris circumvoluta oder Lamina nuclearis;
- d, oberflächliches weißes Bündel der Fascia dentata. Dort, wo die Fascia dentata der Lamina nuclearis begegnet, welche den Punkt bedeckt, wo das Subiculum cornu ammonis in die graue Windungsschicht übergeht, verliert sie sich in die Lamina nuclearis selbst, und die beiden Bündel verlaufen nun hart an einander: das oberflächliche weiße Bündel innen, die Lamina nuclearis außen; nur vorn, gegen das Ende der Fascia dentata zu, entfernen sich die beiden Bündel neuerdings von einander und verlaufen getrennt;
- e, Fascia dentata oder Schicht der kleinen Ganglienzellen;
- f, Fimbria;
- g, Subiculum Cornu Ammonis.

Fig. 2. Fascia dentata eines Kaninchens im Querschnitte. Schwarze Färbung mittels Silbernitrats nach der Methode von GOLGI. Stärkere Vergrößerung.

Die kleinen kugligen Zellen der Fascia dentata bilden mit ihren Nervenfasersfortsätzen ein sehr feines Netzwerk (a), welches eine deutlich begrenzte Zone in der Höhlung der Fascia selbst einnimmt, und aus welchem ein Bündel zarter Nervenfasern (b) entspringt, das sich zur Fimbria und zum Alveus biegt.

Fig. 3. Kleiner Theil der Fascia dentata eines Kaninchens unter starker Vergrößerung. Schwarze Färbung mit Silbernitrat nach der Methode von GOLGI.

Verhaltensweise der Nervenfasersfortsätze dieser Zellen: Einige bewahren, trotzdem dass sie seitliche Zweige abgeben, ihre Individualität und lassen sich durch das ganze von diesen Nervenfasersfortsätzen gebildete Netzwerk hindurch verfolgen (Zellen des ersten Typus, a—b); andere hingegen nehmen, indem sie sich wiederholt bis ins Unendliche theilen, in Gesamtheit Theil an der Bildung des Netzwerkes (Zellen des zweiten Typus, c, d). Von diesem Netzwerk gehen Filamente



ab, die sich nach außen, gegen die von den kugeligen Zellen und deren Protoplasmafortsätzen eingenommene Zone hin begeben, diese Zone durchlaufen, indem sie sich verzweigen, und schließlich zur Bildung der oberflächlichen weißen Schicht schreiten, welche an der Außenfläche der Fascia dentata verläuft.

Verschiedene Zelltypen, welchen man im Ammonshorn begegnet.

Fig. 4 u. 5. Ganglienzellen, welchen man zwischen den Fasern des Alveus begegnet.

Fig. 6. Nervenzelle des Alveus, welche einen Protoplasmafortsatz besitzt, der nach einem verhältnismäßig langen Verlaufe seinen Endigungstheil flaschenartig auftreibt und sich mittels dieser Ausbreitung an die Wand eines Gefäßes inserirt.

Fig. 7. Kleine spindelförmige Zelle der oberflächlichen weißen Schicht.

Fig. 8. Spindelförmige Zelle, welche sich in dem von den Nervenfasersfortsätzen der Zellen der Fascia dentata gebildeten Netzwerke befindet.

Fig. 9 u. 10. Dem ersten Typus angehörige Zellen der Fascia dentata.

Fig. 11. Dem zweiten Typus angehörige Zelle der Fascia dentata.

---

# Die Entwicklung der Testikel von *Fringilla domestica* von der Winterruhe bis zum Eintritt der Brunft.

Von

Franz Etzold aus Neustadt bei Stolpen.

---

Mit Tafel VI.

---

In Bezug auf den Geschlechtsapparat der Thiere lassen sich nach Zeit und Art seines Funktionirens folgende zwei Gesetze aufstellen: Erstens schließt die Entwicklung dieses Apparates diejenige des ganzen Thieres ab, und zweitens funktionirt derselbe nicht gleichmäßig, sondern zeigt Maxima und Minima, abwechselnde Funktionsfähigkeit und Stillstand, bez. Rückbildung. Das erste Gesetz ist selbstverständlich, bringt doch das Geschlechtsleben Ausgaben mit sich, die nur bestritten werden können, wenn durch die fertige Ausbildung der ernährenden Organe mit allen ihren Hilfs- und Nebenapparaten die Möglichkeit gegeben ist, derartige Verluste zu ersetzen; setzt doch das Wachsthum über das Individuum hinaus nothwendig voraus, dass vor Allem letzteres selbst existenzfähig ist. Was das zweite der allgemeinen Gesetze anlangt, so fallen darunter die als »Brunft« allgemein bezeichneten Erscheinungen. Wenden wir uns speciell den höheren Thieren zu, so finden wir, dass weitaus in den meisten Fällen nur zu gewissen Zeiten des Jahres der Geschlechtstrieb erwacht. Mit allen Kräften und Mitteln, durch rohe Gewalt, durch äußere Schönheit, durch Anlegung von Schmuck, durch musikalische Leistungen der verschiedensten Art sucht in diesen Perioden das Männchen sich das Weibchen geneigt zu machen, und letzteres duldet gern die geschlechtliche Vereinigung, gegen die es sich sonst energisch sträubt.

Groß sind die Verschiedenheiten in Bezug auf die Dauer der Brunft. Im extremsten Falle nach der einen Seite genügt ein geschlechtlicher Akt zur Befriedigung der Brunftgefühle, hier und da sehen wir auch ein intensives Geschlechtsleben kurze Zeit, vielleicht

wenige Tage auftreten. Weiter hält sich bei manchen Thieren die Brunft auf ziemlich gleicher Höhe während eines guten Theiles des Jahres, um endlich auch zu Fällen zu führen, in denen das Männchen während der ganzen Zeit seiner vollen Entwicklung zeugungsfähig ist. Diese Unterschiede in der Brunftdauer sind namentlich augenfällig in der Klasse der Vögel. Im Allgemeinen lassen sich bekanntlich die Vögel in monogamisch und polygamisch lebende eintheilen, und daraus lässt sich schon schließen, dass die Brunftdauer verschieden sein muss. Die Polygamie hat zur nothwendigen Voraussetzung eine längere Funktionsfähigkeit, während die Monogamie, in der das Männchen meist auch weitere Pflichten, wie die der Brutpflege etc. hat, auf eine kurze Brunftperiode hindeutet. In strengster Monogamie leben die meisten Fringilliden, und bei diesen sehen wir auch das Geschlechtsleben sich in den auffälligsten Extremen bewegen: erst vollständige Gleichgültigkeit gegenüber dem anderen Geschlecht, dann paarweises Zusammenkunften, Bau des Nestes, und auf einmal ein Geschlechtsleben von einer Intensität, die geradezu sprichwörtlich geworden ist, dann gemeinsame Brutpflege und gegen den Herbst hin wieder absolute Indifferenz.

Herr Geheimrath Professor Dr. LEUCKART wies mich auf diese eigenthümlichen Erscheinungen hin und forderte mich auf, die historischen Verhältnisse des Hodens dieser Vögel zu untersuchen, in denen der morphologische Grund jener Lebenserscheinungen zum Ausdruck kommen müsse. Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer auch an dieser Stelle meinen lebhaften Dank auszusprechen für die vielseitige Anregung und Unterstützung, welche er mir jeder Zeit zu Theil werden ließ.

### Untersuchungsobjekte und -methoden.

Als Untersuchungsobjekte dienten mir fast ausschließlich Hoden von *Fringilla domestica*, weil diese am leichtesten zu haben sind, dann auch, weil sich der Thierfreund nur schwer entschließen wird, andere Singvögel in größerer Zahl zu tödten und es bei meinen Studien gerade darauf ankam, eine fortlaufende Suite von Hoden aus der Winterzeit bis in den Sommer hinein zu erlangen. Ich tödtete also jede Woche vom December bis in den Mai ein bis zwei Sperlingmännchen und unterwarf ihre Hoden nach der verschiedensten Richtung hin einer genauen Untersuchung; theils wurden die äußeren Verhältnisse festgestellt, Wägungen, Volumenbestimmungen etc. gemacht, theils auch wurden sie für die mikroskopische Untersuchung präparirt. In letzterer Beziehung habe ich mit allen möglichen Reagentien gearbeitet, habe Sublimat, Pikrin-Schwefelsäure, FLEMMING'sche Lösung, Alkohol zum



Fixiren verwendet und dann mit allen modernen und älteren Färbemitteln tingirt. Wenn ich später hauptsächlich Sublimat zum Fixiren und Hämatoxylin nach BÖHMER zum Färben benutzte, so geschah es, weil ich mit diesen beiden Mitteln vollständig befriedigende Resultate erhielt. Der einzige Nachtheil, den mir das Sublimat zu haben schien, war der, dass das Protoplasma etwas schrumpfte, doch wird man in keinen Fehler desswegen verfallen, wenn man Präparate aus FLEMMING'scher Lösung zum Vergleich verwendet. Das Chromosmiumessigsäuregemisch scheint mir übrigens die Protoplasmakontouren wieder etwas zu stark zu markiren. Lange konnte ich mich nicht recht mit Isolationspräparaten befreunden, dieselben sind aber doch absolut nothwendig zur Prüfung der an Schnitten gewonnenen Resultate, und wenn man frisches oder auch fixirtes und gefärbtes Material benutzt, so kommt man nach einiger Übung zu ganz verständlichen Bildern. Die hauptsächlichste Methode dürfte immer in der Anfertigung von Schnittserien zu finden sein, ich habe denn auch sehr viel geschnitten, meistens den ganzen Hoden in 0,02—0,005 mm dicke Schnitte zerlegt und dieselben in ununterbrochener Reihenfolge zu Dauerpräparaten verwendet, so dass mir beispielsweise von einem reifen Hoden über 1200 Schnitte vorliegen.

### Litteratur.

Einzelne Notizen über Lage der Vogelhoden etc. finden sich natürlich in jedem Zoologiehandbuch, aber ausführlichere Bearbeitungen liegen fast gar nicht vor.

Schon ARISTOTELES<sup>1</sup> sagt, »die Vögel haben zwar Hoden, sie haben sie aber inwendig nach den Lenden hin«, und ferner, »wie bei den Fischen zur Zeit der Begattung der Same vorhanden erscheint und die Gänge sehr sichtbar sind, und wenn die Zeit vorüber ist, auch manchmal die Gänge unsichtbar werden, so sind auch bei den Vögeln, ehe sie sich begatten, die Hoden klein oder gänzlich unsichtbar, werden aber, wann sie sich begatten, sehr groß; am deutlichsten zeigt sich dies bei den Ringeltauben und Rebhühnern, und Manche glauben desshalb, dass diese im Winter keine Hoden haben«. Im fünften Buche erwähnt ARISTOTELES noch, dass die Begattung beim Sperling sehr schnell erfolgt.

Nach diesen, mehr der Kuriosität halber angeführten Notizen wurde die Kenntnis des Vogelhodens nicht erheblich gefördert; bis TANNENBERG<sup>2</sup> eine sehr gute und sorgfältige Dissertation über den Geschlechtsapparat

<sup>1</sup> ARISTOTELES, *Thiergeschichte*, herausgeg. von C. N. v. OSIANDER u. G. SCHWAB. Stuttgart 1856. III. Buch.

<sup>2</sup> TANNENBERG, *Spicilegium observationum circa partes genitales masculas avium*. Göttingen 1789.

der Vögel schrieb. TANNENBERG untersuchte die Größenverhältnisse der Hoden in den verschiedenen Jahreszeiten und sagt darüber: *tempore verno et omnino, quo genus propagare suum avis studet, vesiculae seminales omnesque partes, quibus ad generationem opus, tument turgentque, autumnali vero et hiemali illae quidem ita constringuntur et coarctantur, ut vestigia earum vix reperire possis.* Ihm fiel eben so wie schon ARISTOTELES auf, dass namentlich dort enorme Größenzunahme zu finden ist, wo der Coitus öfter vollzogen wird, wie beim Sperling, während ein nicht häufiger Coitus auf verhältnismäßig geringe Größenzunahme der Hoden hindeutet. Weiter konstatirt TANNENBERG, dass der linke Hoden an Länge und Größe stets den rechten übertrifft und findet bei einem Gallus indicus Pigment im Hoden. Was allerdings seine Bemerkung über den Bau des Hodens anlangt, so haben uns die moderne Technik und die jetzt gebräuchlichen optischen Hilfsmittel zu einer abweichenden Meinung gebracht, er sagt nämlich: *Multa egregia experimenta, quae de avium testibus Monro fecit, omnem eorum structuram tam praeclare plenoque declarant, ut nihil eis addere possim novi.* Übrigens sah er die drüsige Struktur des Hodens sehr gut, machte Quecksilberinjektionen, ließ maceriren, und untersuchte mit bewaffnetem Auge *ductus flexuosos tenuissima cellula inter se conjunctos et per minutissimas testium partes dispersos.*

LEYDIG<sup>1</sup> sagt, das Gerüst des Hodens sei wie bei den Knochenfischen ein Fächerwerk aus Bindesubstanz, welches rundlich polygonale Hohlräume abschließt, in denen dann die Sekretionszellen liegen, demnach dürften keine länglichen geschlängelten Blinddärmchen vorliegen, sondern nur blasige, zusammenmündende Räume. Er weist auf den Haushahn und *Fringilla chloris* hin.

LEUCKART<sup>2</sup> wog die Hoden des Sperlings und fand im Januar 0,003 und im April 0,575 g, so dass also das Gewicht auf das 192fache herangewachsen sein würde.

Was die Histologie des Hodens anlangt, so sind hin und wieder Notizen zu finden.

ECKER<sup>3</sup> bildet in seinen *Icones physiologicae* die Entwicklung der Samenfäden vom Hahn ab und bemerkt dazu, dieselbe erfolge wie beim Hund in Bläschen, also in dem Sinne KÖLLIKER's<sup>4</sup>, der die Entwicklung der Samenkörper in Bläschen als Gesetz statuirt.

<sup>1</sup> LEYDIG, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. 1883.

<sup>2</sup> TODD, *Cyclopaedia of anatomy and physiology*. Vol. IV. 1849. — LEUCKART, Zeugung. WAGNER's Handbuch der Physiologie. Bd. VI. 1853.

<sup>3</sup> ECKER, *Icones physiologicae*. Leipzig 1854—1859 bei Voss.

<sup>4</sup> Denkschriften der allgemeinen Schweizer Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften. Bd. VIII. Neuenburg 1847.

DE LA VALETTE ST. GEORGE<sup>1</sup> dehnte seine Ansicht von der Spermatozoenentwicklung in Spermatogemmen und von dem Vorkommen von »Follikelzellen« im Hoden auch auf die Vögel aus.

SCHWEIGGER-SEIDEL<sup>2</sup> bildet die Singvogelspermatozoen ab, eben so HELMANN<sup>3</sup> mit korkzieherartig  $2\frac{1}{2}$  mal gewundenen Köpfen und 0,084—0,085 mm langen Schwänzen.

A. v. BRUNN<sup>4</sup> konstatirt bei den Vögeln den Übergang der runden Hodenzellen in Spermatozoen, er sieht die frühen Stadien der Samenfäden frei liegen, während die späteren zu Bündeln vereinigt sind, »ein Vorkommen, welches entschieden für die MERKEL'sche Stützzellentheorie spricht und welches ich mir auch nicht anders wie durch Annahme derselben erklären kann«.

V. WIEDERSBERG<sup>5</sup> bildet Kerntheilungen aus dem Hoden des Auerhahns ab.

BENDA<sup>6</sup> sagt, dass sich bei Vögeln eben so wie bei den Säugethieren die »Samenbildner« (Spermatiden) mit den »Fußzellen« (Stützzellen oder SERTOLI'schen Zellen) kopuliren und dass dann erst ihre Weiterentwicklung erfolgt. Ein ausführlicher Nachweis für die Klasse der Vögel von ihm steht meines Wissens noch aus.

Aus den angeführten Notizen ist ersichtlich, dass meist zwei Arten von Zellen im Hoden der Vögel jetzt angenommen werden. Weitere vergleichende Hinweise auf die Litteratur werde ich bei der Besprechung des funktionirenden Kanälchens geben.

### Eigene Untersuchungen.

Meine Aufgabe zerfällt naturgemäß in zwei Theile, indem man 1) die allmähliche Entwicklung der Hoden mit Maßstab und Wage Schritt für Schritt verfolgt, und 2) mit Hilfe des Messers und Mikroskops die histologischen Bildungsprocesse feststellt.

#### I. Maßbestimmungen am sich entwickelnden Hoden von *Fringilla domestica*.

Öffnet man einen gegen Anfang des Jahres, also im tiefsten Winter getödteten Sperling, so hat man oft Mühe, die Hoden zu entdecken, so klein und unscheinbar liegen sie am Vorderende der Nieren, allmählich,

<sup>1</sup> Archiv für mikr. Anat. Bd. I. 1865.

<sup>2</sup> Archiv für mikr. Anat. Bd. I. 1865.

<sup>3</sup> Über die Entwicklung der Spermatozoen der Wirbelthiere. Inaug.-Diss. Dorpat 1879.

<sup>4</sup> Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.

<sup>5</sup> Archiv für mikr. Anat. Bd. XXV.

<sup>6</sup> Anatomischer Anzeiger. II. Jahrg. Nr. 12. Jena 1887.



schon im Januar und weiter im Februar wachsen sie heran und erreichen im März oder bei ungünstigen Witterungsverhältnissen im April und Mai ihre Maximalgröße. Bald fast vollkommen kugelig, meist aber elliptisch, bohnenförmig, verdrängen sie alsdann geradezu die Eingeweide und fallen weißgelb glänzend sofort in die Augen. Der Unterschied in der Farbe, matt, braungelblich im Winter und weißglänzend im Sommer, wurde schon von TANNENBERG hervorgehoben.

Interessant und die Mächtigkeit der Anschwellung vortrefflich illustrirend ist folgende Tabelle, welche das Gewicht der Hoden einzeln und ihr Gesamtgewicht in ca. 10tägigen Intervallen enthält.

Datum	Linker Hoden	Rechter Hoden	Gesamtgewicht
2. Januar	0,001 g	0,0009 g	0,0019 g
12. „	0,0017 „	0,0015 „	0,0032 „
22. „	0,003 „	0,002 „	0,005 „
2. Februar	0,0038 „	0,0035 „	0,0073 „
11. „	0,006 „	0,004 „	0,010 „
22. „	0,0065 „	0,0055 „	0,012 „
2. März	0,005 „	0,004 „	0,009 „
2. „	0,012 „	0,010 „	0,022 „
18. „	0,020 „	0,021 „	0,041 „
22. „	0,037 „	0,027 „	0,064 „
22. „	0,043 „	0,008 „	0,021 „
29. „	0,048 „	0,013 „	0,031 „
6. April	0,09 „	0,08 „	0,17 „
16. „	0,124 „	0,118 „	0,242 „
26. „	0,165 „	0,159 „	0,324 „
30. „	0,209 „	0,204 „	0,413 „
30. „	0,301 „	0,298 „	0,599 „
12. Mai	0,321 „	0,318 „	0,639 „
12. „	0,400 „	0,090 „	0,490 „

Man sieht aus dieser Tabelle, dass das Gewicht der Hoden im extremsten Falle auf das 336fache gestiegen ist und darf daher in runder Zahl annehmen, dass der funktionirende Hoden 300mal so viel wiegt, als der ruhende. Weiter lehrt die Tabelle, dass der linke Hode in der Regel etwas schwerer ist als der rechte, demnach auch größer erscheinen wird, was schon von TANNENBERG hervorgehoben wurde; ein einziges Mal (18. März) fand sich der rechte Hode schwerer als der linke. Diese Gewichtsdivergenz wird relativ immer geringer, der linke Hode vom 12. Mai ist 321mal schwerer als der vom 2. Januar, während der rechte von demselben Tage 353mal schwerer ist als der vom 2. Januar, demnach wächst der rechte Hode stärker. Schließlich zeigt die Tabelle noch, dass große Verschiedenheiten des Gewichts bei den verschiedenen Individuen vorkommen, so ist am 22. März das Gesamtgewicht der Hoden bei dem einen Thier 0,064, beim anderen 0,021,

am 12. Mai beim einen 0,639, beim anderen 0,49, ein Faktum, welches jedenfalls in ungünstigen Ernährungsverhältnissen seinen Grund hat.

Wägungen ganzer Thiere ergaben im Winter ein mittleres Rohgewicht von 32 g und während der Reifezeit ein solches von 30,5 g, so dass man 34 g als Durchschnittsgewicht für die ganze von uns zu beschreibende Periode in Anspruch nehmen darf. Man sieht, dass, während das Körpergewicht fast ganz gleich geblieben ist, das Gewicht der Hoden sich um das 300fache vermehrt hat. Die Berechnung ergibt, dass die Hoden im Winter bei einem mittleren Gewicht von 0,002 g 0,00062% des Körpergewichts ausmachen, während sie in der Reifezeit 0,6 g wiegend, 1,93% also beinahe 2% der Körpermasse für sich in Anspruch nehmen.

Für die Ausdehnung des Hodens nach Länge, Breite und Höhe lassen sich nicht wohl Durchschnittsmaße angeben, da hierin die größten Schwankungen vorkommen. Die ruhenden Hoden sind nahezu rund und ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,75—0,80 mm. Wächst nun der Hoden heran, so ändert er seine Gestalt oft nicht unwesentlich; er wird länglich, elliptisch, etwas flach gedrückt, bohnenförmig oder bleibt auch nahezu kugelig. Im extremsten Falle habe ich 11,9 und 8 mm gemessen, doch fanden sich auch thätige Hoden, die 8, 6 und 5 oder auch 8, 7, 5 und 7 mm maßen. Man dürfte demnach vielleicht 10:8:7 als mittlere Zahlen für die Ausdehnung des secernirenden Hodens nach Länge, Breite und Höhe in Millimeter annehmen, daraus würde hervorgehen, dass die Testikel etwa auf das Zehnfache nach den drei Dimensionen des Raumes hin anschwellen.

Weiter suchte ich das Volumen des ruhenden und thätigen Hodens zu ermitteln. Ich verwendete dazu das Gewicht des Wassers, welches je ein Hode in einem 100 ccm fassenden Gefäß verdrängte. Für die kleinsten Hoden war diese Methode natürlich nicht durchführbar, dieselben wurden einfach als Kugeln bestimmt und ergaben bei einem größten Querschnittsdurchmesser von 0,8 mm nach  $\frac{4}{3} r^3 \pi$  einen Inhalt von

0,268 cmm.

Einer der großen Hoden verdrängte 0,302 g Wasser und muss demnach genau so viel ccm Inhalt haben, sein Volumen beträgt also, um die Brüche zu vermeiden

302 cmm.

Hieraus ergibt sich, dass das Volumen der Hoden von der Winterruhe bis zu einer Funktionsperiode auf das

1127 fache

steigt.

Weiter kann man fragen, in welchem Verhältnis die secernirende Fläche des funktionirenden Hodens zur Gesamtfläche der Hodenkanälchen im Winter steht. Zur Beantwortung dieser Frage nehmen wir den mittleren Durchmesser eines Kanälchens und das Volumen des ganzen Hodens zu Hilfe. Vermittels des Mikrometers lässt sich leicht feststellen, dass ein Kanälchen des ruhenden Hodens einen Durchmesser von

$$0,0404 \text{ mm}$$

hat, während das funktionirende Kanälchen in dieser Beziehung

$$0,444 \text{ mm}$$

ergiebt, woraus die Thatsache folgt, dass auch der Kanälchendurchmesser vom Winter bis zur Fortpflanzungszeit um das Zehnfache zunimmt. Um nun diese Maße zusammen mit den für das Volumen erhaltenen Resultaten zu einer Berechnung der Kanälchenfläche zu verwenden, wurde ein Hodenquerschnitt des ruhenden Hodens mit Hilfe der Camera lucida gezeichnet und zwar in 170facher Vergrößerung auf mit Quadratmillimeteereintheilung versehenes Papier. Durch Auszählen erhielt ich dann, wie viel qmm auf die verschiedenen Kanälchenschnitte und wie viel auf den ganzen Querschnitt kommen, während die Differenz beider für das Bindegewebe in Anspruch genommen werden musste. Ich zählte

5606 qmm Kanälchenfläche

11270 qmm Querschnittsfläche des ganzen Hodens, demnach

5664 qmm Bindegewebsschnittfläche.

Vom thätigen Hoden wurde ein Schnitt bei 72facher Vergrößerung gezeichnet, sodann wurde von der Zeichnung Alles ausgeschnitten, was auf Kanälchenschnitte und Alles, was auf Bindegewebsschnitte kam. Hierauf wurden 60 qcm des Papiers gewogen und dafür ein Gewicht von 0,7356 g ermittelt.

Ferner erhielt ich für

die Bindegewebsausschnitte 1,8937 g,

die Kanälchenausschnitte 11,5123 g.

Daraus erhält man

$$1) \quad 0,7356 : 1,8937 = 60 \text{ x,}$$

$$\text{x} = \frac{1,8937 \cdot 60}{0,7356} = 154,46 \text{ ccm,}$$

$$2) \quad 0,7356 : 11,5123 = 60 \text{ x,}$$

$$\text{x} = \frac{11,5123 \cdot 60}{0,7356} = 939,013 \text{ ccm,}$$

d. h. es waren auf dem gezeichneten Querschnitte 154,46 qcm vom Bindegewebe und 939,013 qcm von den verschiedenen Kanälchenschnitten eingenommen,



Wenn wir uns die gezeichneten 0,04 mm starken Schnitte körperlich vorstellen, so werden sie annähernd Cylinder mit 0,04 mm Höhe darstellen. Jeden dieser Cylinder können wir uns zerlegt denken in je zwei Cylinder, von denen allemal der eine zur Grundfläche die gesammte Kanälchenschnittfläche, der andere die gesammte Bindegewebschnittfläche hat, während die Höhe beider dieselbe ist. Cylinder von gleicher Höhe verhalten sich wie ihre Grundflächen. Demnach verhält sich im Winter im einzelnen Schnitt das Bindegewebe zur Kanälchenmasse wie 5664 : 5606 und im Sommer wie 154,46 : 939,013; d. h. es ist im Winter im Fringillidenhoden nahezu eben so viel Bindegewebe vorhanden wie Kanälchenmasse, während letztere im Sommer das Sechsfache der ersten beträgt.

So wie sich das Bindegewebe in dem einzelnen Schnitt zur Kanälchenmenge verhält, so wird es sich natürlich auch im ganzen Hoden zu letzterer verhalten und da wir oben das Hodenvolumen ermittelt haben, so können wir nun leicht berechnen, wie viel von dem Totalinhalt der Hoden auf die Kanälchen kommt.

Wir fanden für den ruhenden Hoden 0,268 cmm Inhalt, davon würden nach Obigem auf die Kanälchen die Hälfte, also

$$0,134 \text{ cmm}$$

kommen.

Der producirende Hode ergab 302 cmm Inhalt, den Antheil der Kanälchen hieran erhält man durch folgendes Exempel:

$$(939,013 + 154,46) : 939,013 = 302 : x$$

$$x = \frac{939,013 \cdot 302}{939,013 + 154,46} = 259,346 \text{ cmm.}$$

Wir haben den Durchmesser des Hodenkanälchens im Winter- und Sommerhoden gemessen, haben eben gefunden, dass in ersterem 0,134 cmm und im zweiten 259,346 cmm Kanälchenmenge vorhanden sind und sind dadurch in der Lage, berechnen zu können, wie lang ein Kanälchen sein muss, welches dasselbe Volumen besitzt, wie die im Hoden bekanntlich verästelt vorliegenden Kanälchen. Das Volumen eines Cylinders ist gleich Grundfläche mal Höhe, daher die Höhe gleich dem Volumen dividirt durch das Produkt aus dem Quadrat des Radius und  $\pi$ , folglich

$$1) h = \frac{0,134}{0,02^2 \cdot 3,14159} = 106,634 \text{ mm,}$$

$$2) h = \frac{259,346}{0,222^2 \cdot 3,14159} = 1675,037 \text{ mm.}$$

Der Winterhoden enthält also so viele Kanälchen, dass sie alle zusammen 106,634 mm messen, während der thätige Hoden an Kanälchen 1675,037 mm aufweist.

Aus Radius und Höhe können wir endlich leicht den Mantel des Cylinders, also die Kanälchenfläche ermitteln, es ist

$$F = 2 r \pi h.$$

Also ist für den Winterhoden die Kanälchenfläche.

$$F = 2.0,02.3,44159.106,634 = 13,4 \text{ qmm}$$

und für den Sommerhoden

$$F = 2.0,222.3,44159.1675,037 = 2336,452 \text{ qmm.}$$

Demnach nehmen die Hodenkanälchen alle zusammen um das

$$\frac{1675,037}{106,634} = 15,7 = \text{ca. 16fache an Länge}$$

und an Fläche um das

$$\frac{2336,452}{13,4} = 174,36 = \text{ca. 175fache zu.}$$

Die Resultate aller dieser Beobachtungen und Berechnungen lassen sich in folgende Tabelle zusammenfassen:

	Winterhoden	Brunfthoden	Zunahme
Gewicht . . . . .	0,002 g	0,6 g	um das 300fache
Procent vom Körpergewicht . .	0,00004 <sup>10</sup> / <sub>0</sub>	2 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>	
Maß nach Länge, Breite u. Höhe	9,75—0,80 mm	10 : 8 : 7 mm	um das 10fache
Volumen . . . . .	0,268 cmm	302 cmm	um das 1125fache
Kanälchendurchmesser . . . .	0,04 mm	0,4 mm	um das 10fache
Kanälchenlänge . . . . .	106 mm	1675 mm	um das 16fache
Kanälchenfläche . . . . .	13 qmm	2300 qmm	um das 175fache

In der That, wenn wir diese Ergebnisse betrachten, dürfen wir uns nicht wundern, dass das Geschlechtsleben des Sperlings eine Intensität erreicht, die schon längst sprüchwörtlich geworden ist. Ich hatte Gelegenheit zu beobachten, dass ein Sperling in einem Falle in 6 Minuten 13mal, in einem anderen während derselben Zeit 11mal den Coitus vollzog.

Besonderes Interesse erwecken noch Vergleiche mit anderen Objekten. Mir liegt VIERORDT: »Anatomische, physiologische und physikalische Daten und Tabellen zum Gebrauch für Mediciner« vor und ich finde darin in Bezug auf die menschlichen Hoden folgende Angaben: Das mittlere Gewicht der Hoden beträgt 48 g bei Erwachsenen, 0,8 g bei Neugeborenen<sup>1</sup> und macht im ersteren Falle 0,08<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, im letzteren 0,037<sup>0</sup>/<sub>0</sub> vom Körpergewicht aus. Während der Gesamtkörper um

<sup>1</sup> Was die Hoden junger Sperlinge anlangt, so will ich nicht unterlassen zu erwähnen, dass ich für sie bei halbflüggen Thieren durch fünf Wägungen ein mittleres Gewicht von 0,003 g gefunden habe. Daraus folgt, dass in der Mehrzahl der Fälle diese juvenilsten Hoden ein höheres Gewicht besitzen als die in absoluter Ruhe sich befindenden erwachsener Thiere.

das 19fache zunimmt, nehmen die Hoden um das 60fache zu. Das Volumen der reifen Hoden beträgt 14—24 qcm, im Mittel also 19 qcm, ein Samenkanälchenquerschnitt misst 0,2 mm, die Gesamtlänge der Samenkanälchen beträgt 276—341 im Mittel also 308 m, ihre innere Fläche misst 867—2142, im Mittel also 1500 qcm.

Um den direkten Vergleich zu ermöglichen, berechne ich VIERORDT's Angaben und die von mir auf 1 kg Körpergewicht und finde, dass darauf kommen:

	Beim Menschen		Beim Sperling	
	Neugeborenen	Erwachsen	im Winter	im Sommer
An Hodenvolumen		0,29 ccm	0,069 ccm	9,742 ccm
An Hodensubstanz	0,24 g	0,74 g	0,06 g	49 g
An Hodenkanälchen		4,74 m	3,42 m	54,032 m
An Hodenkanälchenfläche		23,08 qcm	0,449 qcm	74,194 qcm

Diese Tabelle ist sehr lehrreich, man sieht daraus, dass der Sperling, was seine Testikel anlangt, im Winter dem Menschen in jeder Beziehung nachsteht, ja dass dieselben relativ selbst leichter sind als die des Neugeborenen, dass dagegen während der Brunftzeit relativ das Hodengewicht beim Sperling ca. 25mal, das Volumen ca. 24mal, ihre Kanälchenlänge ca. 12mal und die Kanälchenfläche ca. 3mal so groß ist als beim Menschen.

Würde der Mensch einen eben so stark entwickelten Genitalapparat haben, als der Sperling, so müssten, wenn sein mittleres Körpergewicht 65 kg beträgt, seine Testikel bei einem Inhalt von 0,8 Liter, einem Gewicht von 2,5 Pfund Kanälchen von 3500 Meter Länge enthalten und damit würde das Scrotum monströse Dimensionen erhalten.

Anhangsweise möchte ich noch zwei Beobachtungen erwähnen, die ich in Bezug auf diese Verhältnisse an anderen Thieren zu machen Gelegenheit hatte. Um den Penis zu untersuchen, tödtete ich im Mai einen Enterich (*Anas boschas*) und fand Hoden von 8 cm Länge, 4,5 cm Breite und 4 cm Höhe. Dieselben Verhältnisse fand ich Ende September 1888 an den Hoden eines ohne Aufbruch 260 Pfund wiegenden Zehnenders (*Cervus elaphus*), der also gerade während der Brunftzeit geschossen worden war. Gewiss ein eklatantes Beispiel für die im Verhältnis zu den Säugethieren enorme Entwicklung des Geschlechtsapparates der Vögel zur Zeit der Brunft.



## II. Histologische Untersuchung des sich entwickelnden Hodens von *Fringilla domestica*.

### A. Beschreibung der Entwicklung bis zur Reife.

So reichhaltig die Litteratur über den funktionirenden Hoden ist, eben so dürftig sind die Notizen, welche über die allmähliche Entwicklung dieses Organs vorliegen. Mir ist nicht eine Arbeit bekannt geworden, welche in lückenloser Aufeinanderfolge die einzelnen Bildungsstadien des Säugethier- und Vogelhodens, welche histologisch einander so nahe stehen, beschrieb. Was die zelligen Elemente der thätigen Testikel anlangt, so sind dieselben hinsichtlich ihrer Abstammung und Bestimmung noch immer überaus strittig und daraus erklärt sich zum guten Theil die so sehr verschiedene Nomenclatur. Da ich chronologisch vorgehe und die vielen vorhandenen Namen sich eben bloß auf den samenbildenden Hoden beziehen, so scheint es mir angebracht, die nach und nach erscheinenden Zellarten von differentem Bau vorläufig bloß nach dem Alphabet zu bezeichnen und erst dann mich für eine Nomenclatur zu entscheiden, wenn das Bild des fertigen Samenkanälchens einen Vergleich mit den schon vorhandenen Beschreibungen gestattet.

Mustert man die Schnitte durch den Hoden eines etwa im December oder Januar getödteten Sperlings, so erblickt man allenthalben dasselbe sehr einfache Bild. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass man an Schnittpräparaten nur da einen genauen Einblick in die Strukturverhältnisse des Hodens bekommen kann, wo ein Samenkanälchen gerade in seiner Längsachse durchschnitten ist, denn in Querschnitten liegen oft Zellen direkt über einander, die nicht von einander abstammen, aber eben durch diese Lage ein derartiges Verhältniß vor-täuschen. Betrachten wir nun das Bild des ruhenden Kanälchens genauer, so finden wir, dass in demselben zwei Arten von Zellen deutlich zu unterscheiden sind, ich bezeichne dieselben aus den oben angeführten Gründen vorläufig als Zellen *A* und Zellen *B*, bis ich in die Lage komme, sie mit bereits von anderen Autoren beschriebenen zu identificiren. Manchmal liegen beide Zellenarten einfach alternirend und zwar die Zellen *B* dicht an der Kanälchenwand, die Zellen *A* etwas abgerückt, oft aber liegen auch zwei oder drei Zellen *A* neben einander, ehe wieder eine Zelle *B* sichtbar wird.

Was zunächst die Zellen *A* und zwar deren Kerne anlangt, so sind dieselben zumeist kreisrund und wenn sie etwas elliptisch erscheinen, so steht ihre längere Achse senkrecht zur Kanälchenwand. Der Umriss eines solchen Kernes hebt sich wenig scharf von seiner Umgebung ab,

demnach dürfte die Membran sehr dünn sein, der ganze Kern erscheint hell, ein dürftiges Gerüst von chromatischer Substanz durchzieht ihn in unregelmäßigster Weise, hin und wieder speichert sich dieses Chromatin zu etwas gröberen Massen an und ein oder mehrere, besonders große, dunkle Ballen, die augenscheinlich mit dem übrigen Netzwerk in Verbindung stehen, dürften wohl als Nucleolen zu deuten sein, wie denn auch FLEMMING<sup>1</sup> »ein bis mehrere mattglänzende« Nucleolen in den Hodenepithelzellen von Salamandra findet. Alles, was sich sonst noch über diese Kerne sagen ließe, dürfte kaum dazu dienen, ihr Bild eigentlicher erscheinen zu lassen, man vergleiche die Abbildungen bei FLEMMING und RABL, lese nach, was diese Autoren über die Eigenthümlichkeiten von Drüsenepithelzellen im Zustande absoluter Ruhe sagen und wird Alles und sonst nichts mehr an unseren Kernen wiederfinden. Wir haben also die Kerne der Zellen *A* einfach als Kerne von in vollständiger Ruhe befindlichen Drüsenepithelzellen aufzufassen. Eben so einfach wie der Kern ist der übrige Theil der Zellen *A*: ein lichter, schmaler Hof direkt um den Kern und weiterhin ein sehr wenig tingirter, meist nach dem Lumen zu dickerer und dadurch den Kern in excentrischer Lage zeigender Mantel von Protoplasma. Die Dicke dieses Mantels in der Kanälchenlängsrichtung ist nicht bedeutend, so dass der Durchmesser der ganzen Zelle in dieser Richtung kaum um ein Drittel größer ist als der des bloßen Kernes. Von einer besonderen Struktur des Protoplasmas vermochte ich mit den mir zu Gebote stehenden Hilfsmitteln nichts zu entdecken.

Die Zellen *B* haben einen im Querschnitt bald elliptischen, bald rundlichen, meist aber einen abgerundet dreieckigen Kern, dessen eine Seite im letzteren Falle parallel zur Kanälchenwand verläuft. Derselbe ist meist erheblich (etwa um ein Drittel) kleiner als der Kern der Zellen *A*. Seine scharfen Kontouren deuten auf eine ziemlich derbe Membran hin und die Gleichmäßigkeit, mit der er vom Hämatoxylin in ziemlich hellem Tone gefärbt ist, beweist eine dichte Vertheilung der chromatischen Substanz in feinen Fasern. In dieses zarte Chromatingerüst sind ein oder mehrere gröbere, außerordentlich dunkel tingirte Massen, von denen in letzterem Falle meist eine durch ihre Größe besonders auffällt, eingelagert; man hat dieselben wohl wie bei den Zellen *A* als Nucleolen aufzufassen. Wie die Kerne der Zellen *A*, so zeigen auch die von *B* überall genau das gleiche Bild, und zwar, abgesehen von der meist eben nicht runden oder wenigstens bloß rundlichen Form, dasjenige, welches den in absoluter Ruhe sich befindenden Kernen eigenthümliche ist. Umgeben werden diese letzteren Kerne von einem

<sup>1</sup> W. FLEMMING, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882. p. 143.

außerordentlich schmalen, lichten Hof und weiterhin von Protoplasma in höchst sonderbarer Vertheilung. Zunächst legt sich nämlich das Protoplasma mit seiner breitesten Seite (immer vom Schnitt gesprochen) der Wand des Kanälchens an, so dass es mit dem Protoplasma der benachbarten Zellen *B* zusammenstößt, umzieht von da rasch im Bogen beiderseits schmaler werdend, die konvexe Seite dem Kern zuwendend, so dass sich die konkave Seite dem Protoplasmahofe der benachbarten Zelle *A* anschmiegt, den Kern, spitzt sich nach dem Inneren noch mehr zu, so dass es kaum noch ein Sechstel so breit ist als sein Kern und sich als bloßer Faden zwischen zwei Zellen *A* hindurchdrängt, breitet sich dann wieder in glattem Bogen nach beiden Seiten hin aus, so dass es die benachbarten Zellen *A* weiter einhüllt und lässt sich oft bis in die Mitte des Kanälchens verfolgen, so dass es mit den von der gegenüber liegenden Wand kommenden gleichartigen Protoplasmagebilden zusammenstößt und so das ganze Lumen des Kanälchens ausfüllt. Während sich die Kontouren dieser Protoplasmahöfe bis um die Zellen *A* herum als ziemlich glatte erweisen, sind sie nach der Mitte hin durchaus nicht distinkt und vielfach gar nicht zu verfolgen, sie verschwimmen sowohl mit den benachbarten als auch mit den von drüben kommenden. Wo ein kleiner Raum ganz im Inneren des Kanälchens frei bleibt, weist derselbe auch keine glatten Grenzlinien auf. Aus dem Gesagten geht hervor, dass die ganze centrale Protoplasma-masse außerordentlich labil ist. Was den feineren Bau dieser protoplasmatischen Gebilde anlangt, so sieht man ziemlich deutlich schwach tingirte Fädchen in seinem Inneren verlaufen, die alle der Mitte des Kanälchens zustreben und daselbst ein Gewirr bilden.

Fassen wir alles bisher Erörterte zusammen, so ergibt sich für das ruhende Hodenkanälchen des Sperlings folgendes Bild: Direkt an der Wand des Kanälchens liegt eine Schicht von Zellen, deren Protoplasma sich hier gegenseitig polygonal abplattet, von da sich um die innen liegenden, meist kegelförmigen, mit der Basis der Wand aufsitzenden Kerne herumschmiegt, dann fadenförmig dünn wird und schließlich im Inneren — wieder breit und lappig — sich an die entsprechenden Fortsätze der Nachbarzellen legt oder vielleicht gar mit denselben verschmilzt und meist das ganze Lumen des Kanälchens ausfüllt. In den Hohlräumen, welche durch das Dünnwerden dieser sonderbaren Protoplasmagebilde entstehen, liegt eine zweite Art von Zellen, welche mit Sicherheit als Drüsenepithelzellen im Ruhezustand anzusprechen sind, und zwar liegt in jedem Hohlraume oft bloß eine derartige Zelle, oft aber auch deren zwei bis drei, so dass im ganzen Kanälchen entschieden mehr Zellen letzterer als ersterer Art vorhanden



sind. Zählt man die Zellen, welche von einem Querschnitt getroffen wurden, so kommt man zu sehr abweichenden Resultaten. Im Allgemeinen darf man sagen, dass 20—40 Zellen überhaupt auf einem derartigen Schnitt zu zählen sind, von denen 10—15 auf die Sorte *B* kommen.

Bei den Betrachtungen über die Größenverhältnisse des Hodens konnten wir konstatiren, dass der Hoden in Winterruhe etwa dieselbe Größe hat wie der halbflügler Vögel, und eben so finden wir die vollständigste Übereinstimmung in histologischer Beziehung. Auch einem geübten Untersucher dürfte es an manchen Stellen schwer fallen, ein Samenkanälchen aus einem so jugendlichen Hoden unter dem Mikroskop von einem aus dem Hoden eines sehr alten Sperlings, der vielleicht schon mehrere Brunftperioden durchgemacht hat, zu unterscheiden. Wir haben in dem juvenilen Hoden die nämlichen beiden Zellenarten und dieselbe eigenthümliche Anordnung des Protoplasmas, hin und wieder treten hier noch große runde Kerne mit weitem lichten Hof auf, doch sind diese Gebilde so wenig scharf kontourirt, sind die spärlichen Chromatinkörnchen und -bälkchen in ihnen so wenig distinkt, dass man sie ohne Weiteres für der Resorption anheimfallende Bildungselemente aus der Embryonalzeit wird erklären dürfen. Vielleicht sind es nicht zur Verwendung gelangende große Geschlechtszellen, die v. MIHALKOVICS aus dem Keimepithel in die bereits angelegten Sexualstränge einwandern und im Falle ihrer Weiterentwicklung zu Ursamenzellen werden lässt. Abgesehen von diesen sicher nicht zur Bildung von Geschlechtsprodukten verwendungsfähigen Zellresten lässt sich der juvenile Hodenkanal nicht von dem für die Periode geschlechtlicher Ruhe rückgebildeten unterscheiden: der Sperling sinkt im Winter in Bezug auf seine Sexualzellen vollständig in den Zustand des Nesthockers zurück. Anders ist es mit der bindegewebigen Umhüllung der Hodenkanälchen, dieselbe ist im jugendlichen Hoden eine ungleich stärkere als im ruhenden, während nämlich bei letzterem eine meist bloß einfache Schicht ziemlich zarter bindegewebiger Elemente eine dünne und wenig widerstandsfähige Tunica propria um das einzelne Kanälchen bildet, so dass zwei Kanälchen im Schnitt meist bloß durch zwei Zellreihen getrennt sind, besteht die Tunica propria des jugendlichen Hodenkanälchens aus zwei bis vier Bindegewebszellschichten, so dass vier bis acht Zellreihen zwischen den an einander stoßenden Kanälchen zu zählen sind. Daraus geht hervor, dass, wenn auch der jugendliche Hoden hinsichtlich des Volumens, Gewichts und der histologischen Struktur sich nicht vom ruhenden unterscheidet, doch bei letzterem die Gesamtmenge der eingehüllten Kanälchen eine ungleich größere ist.

Zum Vergleich untersuchte ich den Hoden eines jungen Kaninchens und fand daselbst die nämlichen Verhältnisse, wie ich sie oben vom Sperling beschrieben habe. Auch hier lassen sich zwei Zellarten deutlich unterscheiden, von denen die eine in durch das Protoplasma der anderen gebildeten Kavernen liegt. Als Unterschied kann ich bloß anführen, dass die Zellen beim Kaninchen größer sind, so dass auf einen Querschnitt der nämlichen Größe wie beim Sperling weniger, höchstens 20 kommen, und dass ferner das Protoplasma beim Kaninchen weniger dicht zu sein scheint; doch kann Letzteres eben so gut auf einem Fehler bei der Konservirung beruhen, den man bei einem einzelnen Präparat natürlich nicht entdecken kann.

Regelmäßig kann man bei *Fringilla domestica* im Winter einen kleinen Fettkörper beobachten. Derselbe ist unpaar und liegt gerade da, wo die Aorta descendens sich theilt, also etwa am vorderen Ende der beiden Hoden. Was seine Größe anlangt, so ist er ungefähr so groß wie ein Hoden in diesem Stadium, und er hebt sich durch seine schwach chromgelbe Farbe deutlich von der Umgebung ab. Im mikroskopischen Bild lässt sich nichts Besonderes an den Fettzellen entdecken. Da ich dieses Fettkörperchen nur bei ruhenden Hoden, da aber immer, fand, da es verschwindet, sobald die histologischen Verhältnisse des Hodens anfangen sich zu compliciren, so darf ich es wohl als dasselbe auffassen, wie die mächtigen paarigen Fettkörper, die beispielsweise dem Vorderende der Hoden bei den Batrachiern anhängen, nämlich als Reservematerial, welches die ersten Entwicklungsvorgänge in den Hoden ermöglicht.

Anhangsweise will ich noch eine Beobachtung von Pigment an dieser Stelle erwähnen. SOLGER<sup>1</sup> schrieb »über Ungleichheiten der Hoden beider Körperhälften bei einigen Vögeln«, er erwähnt, dass man bei Vögeln im Hoden hin und wieder Pigmentzellen antreffe, ähnlich wie man sie bei Eidechsen etc. reichlich findet. Ich hatte Gelegenheit bei einem ca. 10 Wochen alten Haushahn derartiges Pigment zu beobachten, es lag in den Kanälchenscheidewänden des linken Hodens, und zwar namentlich im vorderen Drittel. Die Pigmentzellen von dem allbekannten Habitus bildeten ein lockeres Maschenwerk um die Kanälchen herum.

Sobald die Wärme der Sonnenstrahlen einige Tage hinter einander anfängt, sich bemerkbar zu machen, ohne dass sie schon in der Pflanzenwelt sichtbare Veränderungen hervorbringt, lassen sich im Hoden des Sperlings bei mikroskopischer Untersuchung die ersten Wandlungen konstatiren. Der Beginn dieser Entwicklungsvorgänge

<sup>1</sup> Archiv für mikr. Anat. Bd. XXVI.

scheint also nicht bloß von den günstigeren Ernährungsverhältnissen abhängig zu sein, in die das Thier mit dem Erwachen des Pflanzenlebens kommt, sondern es müssen Reservestoffe vorhanden sein, welche den Vogel in den Stand setzen, schon im zeitigen Frühjahr an das Fortpflanzungsgeschäft zu gehen und damit die intensivste Lebensthätigkeit zu entwickeln. In dieser Beziehung dürfte vielleicht der oben erwähnte Fettkörper von physiologischer Bedeutung sein. Das Hauptmoment für das Wachsthum der Hoden wird man aber natürlich immer in einer besseren Ernährung suchen müssen. Dafür spricht auch die interessante Beobachtung, die ich wiederholt machte, dass die Hoden bei den Sperlingen, die in der Großstadt fast immer einen gedeckten Tisch finden, früher anfangen sich zu entwickeln und zu wachsen, als die der allen Unbilden der Witterung und des Nahrungsmangels mehr ausgesetzten Feld- und Dorfsperlinge.

Was nun die ersten histologischen Entwicklungsvorgänge im Sperlingshoden speciell anlangt, so knüpfen dieselben an die Zellen *A* an. Zunächst wird der Kern der einen und der anderen etwas größer, die Chromatinbalken und Nucleolen lassen sich nicht mehr recht erkennen, verschwinden, der Kern verliert seinen scharfen Kontour, das lichte Höfchen wird trüb, der ganze Kern fängt an dunkel zu werden — kurz, die Zelle schickt sich zu einer mitotischen Theilung an, und zwar verläuft die Theilungsebene in tangentialer Richtung. Man kann den Theilungsvorgang in allen seinen, uns durch die sorgfältigen Untersuchungen günstigerer Objekte, als die kleinen Geschlechtszellen der Vögel sind, durch FLEMMING, RABL etc. bekannt gewordenen einzelnen Stadien verfolgen, bis endlich in den vom Protoplasma der Zellen *B* gelassenen Kavernen zwei, vier oder auch sechs Zellen neben und über einander liegen. Diese Neigung sich zu theilen tritt in den Zellen *A* oft so allgemein auf, dass man in einem Kanälchen auf lange Strecken alle Zellen mit gleichmäßig gedunkelten Kernen, also alle in der ersten Phase der Theilung beobachten kann. Seltener sind die eigentlichen Theilungsbilder zu sehen, es scheint also, als ob dieselben sehr rasch durchlaufen würden, wie dies ja schon vielfach von den Mitosen der Hodenzellen behauptet worden ist und auch fernerhin noch öfter hervorzuheben sein wird. An den Zellen *B* lässt sich eine Veränderung nicht erweisen, ihre Kerne behalten das schwach tingirte Aussehen, das Chromatin darin zeigt die nämliche Vertheilung wie früher, es lassen sich weder Theilungserscheinungen in tangentialer noch in radialer Richtung an ihnen nachweisen und auch das Protoplasma verändert sich nicht, es füllt noch immer das Lumen des Kanälchens ganz oder fast ganz aus. Manchmal scheint es, als ob sich das zu einer Zelle



gehörige Protoplasma schärfer von dem der benachbarten angehörigen abheben wollte, ein Umstand, der sich am natürlichsten wohl als eine Folge des beginnenden Kanälchenwachstums erklären lässt.

Das Aussehen eines Samenkanälchens wird also durch die ersten Entwicklungsvorgänge nicht wesentlich geändert. Sind die Theilungen der Zellen *A* durchgeführt, so nimmt jeder Tochterkern bald das helle Aussehen des Mutterkernes an, der Nucleolus erscheint, das Chromatin ist in kleinen Bälkchen sichtbar — kurz, abgesehen davon, dass jetzt die Zellen *A* in zwei oder wenn die Theilung ganz besonders energisch vor sich ging, in drei oder vier Reihen zwischen den einzelnen Zellen *B* liegen, lässt sich nichts Neues bemerken, die Anordnung der Zellarten bleibt die nämliche wie im ruhenden Hoden.

Die nächste Phase der Entwicklung zeigt recht deutlich, mit welcher Energie die Wachsthumsvorgänge erfolgen, damit das Thier durch große Leistungsfähigkeit in den Stand gesetzt wird, die Nachtheile auszugleichen, welche das Auftreten einer kurzen Brunftperiode für die Fortpflanzung etwa im Gefolge haben könnte. In diesem Stadium, in dem das Kanälchen etwa noch einmal so dick wird, als es im Winter war, ist sein ganzes Lumen erfüllt mit Zellen der Art *A*, welche sich sämmtlich in dieser oder jener Phase der karyokinetischen Theilung befinden und vollkommen regellos umherliegen. Sie besitzen einen meist keine scharfe Grenze zeigenden Protoplasmahof, gleich als ob sie gar nicht erst voll ausgewachsen, ehe sie sich von Neuem zu theilen beginnen. Nach der Wand hin befinden sich zwei bis drei solcher Zellenlagen fast im Zustand der Ruhe, nur selten lässt sich in dieser Gegend eine Mitose entdecken. An diesen wandständigen Zellen fällt eine geringe Vermehrung der chromatischen Substanz auf. Das Chromatin durchzieht in ziemlich starken Balken den ganzen Kern und verleiht demselben ein erheblich kräftigeres Aussehen, als es die Kerne der Zellen *A* früher zur Schau trugen. Während erst die Zellen *B* etwas kräftiger sich hervorhoben, tritt jetzt das umgekehrte Verhältniss ein.

Bei der großen Lebensthätigkeit, welche in dieser Weise die Zellen *A* entwickeln, treten die Zellen *B* vollständig zurück und scheinen gar keine Lebensthätigkeit zu äußern. Dem vorliegenden Präparat nach kann man höchstens sagen, dass sie im Ganzen etwas weniger Farbe annehmen, also heller erscheinen und dass sich der Nucleolus schärfer abhebt. Es ist mir an keiner Stelle gelungen, eine Theilungserscheinung an ihnen weder in radialer noch in tangentialer Richtung nachzuweisen und wenn man auf dem Umkreis eines quergeschnittenen Kanälchens ihre Zahl feststellt, so findet man immer noch höchstens 12—15. Stattfinden müssen natürlich in diesem oder im folgenden Stadium Thei-

lungen der Zellen *B*, denn im reifen Hoden liegen, wie wir sehen werden, ihrer 30—40 auf einem Querschnitt. Wenn man jedoch erwägt, dass die mitotischen Vorgänge die Unterschiede beider Zellenarten verwischen, so wird man leicht einsehen, wie schwer es halten muss, diese Theilungen durch die direkte Beobachtung festzustellen. Das Protoplasma der Zellen *B* kann sich natürlich jetzt nicht mehr so ausbreiten, wie es im ruhenden und langsam seine Entwicklung beginnenden Hoden der Fall war. Da die Theilungen der central gelegenen Zellen *A* sowohl in radialer, wie in tangentialer und schräger Richtung erfolgen, so wird das dort gelegene gelappte Protoplasma nach allen möglichen Richtungen hin gespalten und geschoben, wodurch natürlich die Möglichkeit, Theilungen an den zugehörigen Kernen zu konstatiren noch mehr verringert wird. In Folge aller dieser Momente besitzt das Hodenkanälchen jetzt ein viel unregelmäßigeres Aussehen, als es früher hatte. Von diesem Zeitpunkte ab habe ich auch das mehrfach erwähnte Fettkörperchen nicht mehr entdecken können.

Hiermit schließt gewissermaßen der erste Hauptabschnitt der Entwicklung des Hodenkanälchens ab. Derselbe begann mit einer zunächst nicht starken Vermehrung der Zellen *A*, bei der sich das histologische Bild des Kanälchens nur unwesentlich änderte, und führte durch eine rapide Vermehrung der nämlichen Zellen zu einer vollständigen Verwischung der für den ruhenden Hoden charakteristischen Zellanordnung.

Die weitere Entwicklung geht zunächst darauf aus, eine bestimmte Anordnung der gebildeten Zellen herzustellen. Der Durchmesser des Kanälchens ist jetzt — vielleicht durch die in tangentialer Richtung erfolgenden Theilungen — so weit geworden, dass das Protoplasma der Zellen *B* nicht mehr das ganze Kanälchen ausfüllen kann, es bleibt in Folge dessen stets der centrale Raum leer. Schon im ruhenden Hoden konnten wir beobachten, dass das Protoplasma der Zellen *B* eine fädige Struktur aufweist und zwar verliefen die Fäden zumeist in radiärer Richtung. In dieser Richtung nun übt das Protoplasma offenbar einen Zug auf die Zellen *A* aus, es drängt dieselben nach der Wand hin zusammen und zwar sieht man meistentheils nicht mehr bloß einen langen Strang von jeder Zelle *B* auslaufen und sich zwischen den Zellen *A* hindurchdrängen, sondern dieser Strang verzweigt sich meist schon von der zweiten oder dritten Zelle *A* an und umspinnt dann eine Summe von letzteren Zellen, so dass es den Anschein gewinnt, als ob dieselben in ein gewisses Abhängigkeitsverhältnis zu der betreffenden Zelle *B* treten und zwar in der Weise, dass die letztere sowohl die Kommunikation mit der Wand, als auch den Halt

innerhalb des Kanälchens vermittelte und bewirkte. Ausdrücklich hebe ich hervor, dass die der Wand zunächst liegenden ein bis zwei Zellereihen der Art *A* meiner Erfahrung nach vorläufig unabhängig von dem Protoplasma der Zellen *B* bleiben, weil dieser Umstand mir für den Verlauf der Spermaentwicklung wichtig zu sein scheint. Es ist natürlich, dass der eben erwähnte centrifugale Zug der Zellen *B* und der gegenseitige Druck eine annähernd säulenförmige Anordnung der Zellen *A* bewirken muss.

Besonders beschrieben müssen noch die Kerne der Zellen *A* werden. Es liegen etwa fünf bis sechs Reihen derartiger Zellen über einander und bei der rapid erfolgenden Vermehrung derselben wurde hervorgehoben, dass man sämtliche im Inneren liegenden im Zustand der Theilung findet, während die als Produkte der ersten Theilung der Wand am nächsten liegenden zwei bis drei Reihen sich durch Nucleolen und Fadengerüst als in Ruhe befindlich erwiesen. Bei dem jetzt vorliegenden Stadium ist von den wandständigen Zellen *A* dasselbe zu sagen, dagegen verhalten sich die centraler gelegenen verschieden. Kaum eine von ihnen bietet das ruhenden Kernen eigenthümliche Bild dar, meist zeigen sie einen außerordentlich hellen Hof, lassen die Membran undeutlich oder gar nicht erkennen und nehmen außerordentlich viel Farbe an, so dass wir sagen müssen, sie besitzen sehr viel, einen dichten Knäuel bildendes Chromatin. Oft verhalten sich sämtliche Zellen *A* in dieser charakteristischen Weise, so weit sie in das oben geschilderte Abhängigkeitsverhältnis zu den Zellen *B* getreten sind, nie aber konnte ich konstatiren, dass auch die wandständigen diese Umlagerung des Chromatins erleiden.

Man wird natürlich zu der Ansicht hinneigen, diese Chromatinanordnung als ein Zeichen beginnender oder ablaufender Theilung aufzufassen, während deren wir ja bekanntlich denselben Erscheinungen begegnen. Dass wir es aber hier nicht mit einer gewöhnlichen Theilung zu thun haben, dafür spricht auf das entschiedenste der Umstand, dass sich weiter keine karyokinetischen Zustände beobachten lassen und ferner, dass derartig gebaute Zellen von nun an regelmäßig an der nämlichen Stelle im Hoden enthalten sind. Man wird darum diese Zellen von den gewöhnlichen Zellen *A* scheiden, sie als typische Zellform im reifenden Hoden auffassen müssen, obwohl natürlich die Meinung nicht zurückgewiesen werden kann, dass sie vielleicht bloß eine Theilungsphase für längere Zeit fixirt zeigen. Ich wage nicht zu entscheiden, ob diese Zellen gleich so entstehen, also gewissermaßen bei der Theilung im Zustande der Tochterknäuel verharren oder ob sie nach regelrecht durchlaufener Theilung erst zu dieser eigenthümlichen



Form sich entwickeln. Eine Chromatinvermehrung tritt auf jeden Fall ein. Aus Zweckmäßigkeitsgründen identificire ich auch diese Zellform nicht mit einer schon beschriebenen, sondern bezeichne sie mit  $A_1$ .

Der histologische Bau des Samenkanälchens im vorliegenden Stadium der Entwicklung lässt sich mit folgenden Worten schildern: An der Wand des Kanälchens liegen vereinzelt Zellen, deren Kerne mit einem Kernkörperchen sich im Zustande der Ruhe befinden, diese Zellen senden je einen protoplasmatischen Fortsatz aus, der sich zunächst zwischen einer einfachen oder doppelten Reihe von auch in Ruhe befindlichen Zellen hindurchdrängt und dann sich verästelnd eine größere Anzahl von Zellen umschmieg. Letztere zeigen manchmal keine Andeutung von Karyokinese, zumeist aber besitzen sie einen sehr hell gehöften Kern mit einem außerordentlich dichten und dickfädigen Chromatinknäuel, wie ihn Zellen im ersten oder letzten Stadium der Theilung zeigen.

Zwar konnte ich, wie schon oben erwähnt, nicht mit Sicherheit Theilungserscheinungen der Zellen  $B$  feststellen, dieselben haben sich aber vermehrt, denn man findet jetzt auf einem Querschnitt selten unter 40, und da in vollständig reifen Hoden auch nicht mehr auf derselben Strecke gezählt werden können, so liegt von dieser Zellart jetzt die definitive Anzahl vor.

Die nächste Stufe der Entwicklung macht uns wieder mit neuen Zellelementen bekannt. Es lässt sich schon vermuthen, dass die weiteren Veränderungen an die Zellen  $A_1$  anknüpfen werden. Die am meisten nach der Kanälchenmitte hin gelegenen Zellen dieser Art theilen sich, aus der ersten Theilung gehen kaum kleinere und nur wenig chromatinärmere Tochterzellen hervor, diese theilen sich wieder und schließlich resultiren Zellelemente, die ich mit  $A_2$  bezeichne. Diese Zellen, von denen ich übrigens nicht anzugeben vermag, der wievielten Theilung sie entstammen, sind erheblich kleiner als ihre Mutterzellen  $A_1$ . Man könnte sie der Größe nach etwa als Produkte der zweiten Theilung auffassen, da sie nicht viel mehr als den halben Durchmesser der Mutterzellen besitzen. Ihr Kern nimmt ziemlich viel Farbe an und besitzt ein relativ stark entwickeltes Chromatingerüst mit ein bis zwei größeren Ballen. Enthält er zwei Ballen, so liegen dieselben in der Regel sehr dicht neben einander. Was die Anordnung dieser Zellelemente anlangt, so ist dieselbe eine deutlich säulenförmig nach dem Centrum zu gerichtete. Von den Übergangszellen zwischen  $A_1$  und  $A_2$  ist noch hervorzuheben, dass dieselben meist recht groß erscheinen, diese Größe wird nicht durch chromatische, sondern durch achromatische Substanz bedingt, sind sie quer durchgeschnitten, so zeigen sie nämlich

meist ein ganz helles Innere und nur im peripheren Theile breitet sich ein spärliches, dafür aber ziemlich kräftiges Chromatingerüst aus.

Der Bau des Hodenkanälchens kann also jetzt mit folgenden Worten geschildert werden. Wir sehen an der Kanälchenwand die Zellen *B*, daneben und davor Zellen, denen wir die Bezeichnung *A* lassen können, und central hiervon, eingehüllt in die Protoplasmamassen der Zellen *B* die Derivate der Zellen *A*, nämlich  $A_1$  und  $A_2$ , am nächsten an *A* liegen noch Zellen mit der  $A_1$  eigenthümlichen Struktur, weiter nach innen und zwischen den schon gebildeten Zellen  $A_2$  liegen Zellelemente, welche nicht mehr ganz dem Typus  $A_1$  angehören, aber auch durch Größe, Farbe und Chromatingerüst von  $A_2$  abweichen; es sind Übergangsformen, die bei weiterer Theilung dazu dienen, die Zahl der kleinen Zellen  $A_2$  zu vermehren.

Ich habe den ganzen linken Hoden eines am 26. März getödteten Sperlings in über 900 Schnitte zerlegt und ihn allenthalben gleichmäßig mindestens auf diesem Stadium der Entwicklung gefunden. Stellenweise, aber selten war die Entwicklung schon etwas weiter vorgeschritten und zeigte dann den Beginn der eigentlichen Spermatozoenentwicklung. Diese Präparate waren daher von größter Wichtigkeit für mich, denn sie setzten mich in den Stand, die Übergangsbilder vom herangereiften zum vollreifen Hoden zu studiren. Mit der Bildung der Zellen vom Typus  $A_2$  hat die celluläre Entwicklung des Hodens abgeschlossen, die weiteren Erscheinungen, das eigentliche Funktioniren knüpft an intracelluläre Vorgänge an, und zwar sind es die Zellen  $A_2$ , welche sich anschicken, in Spermatozoen überzugehen. Es ist durchaus nicht meine Absicht, auf diese intracellulären Entwicklungsvorgänge an dieser Stelle näher einzugehen, dazu reichen einestheils meine optischen Hilfsmittel nicht aus, und andererseits sind diese histiogenetischen Erscheinungen und die feinste Struktur der Samenfäden Gegenstand besonderer zahlreicher Untersuchungen.

Was nun die Bildungsvorgänge innerhalb der Zellen  $A_2$  anlangt, so kann ich zur Sicherstellung der Behauptung, dass sich aus ihnen wirklich direkt die Samenfäden entwickeln, Folgendes konstatiren: Eine jede derartige Zelle geht aus dem Typus  $A_1$ , wie schon erwähnt, in der Form hervor, dass sie einen vollkommen runden Kern, umgeben von einem schwachen Protoplasmamantel mit deutlicher Membran zeigt. Der Kern färbt sich mittelkräftig und enthält ein relativ dichtes und auch dickfädiges Chromatingerüst mit einem einfachen Nucleolus oder auch zwei dicht neben einander liegenden Kernkörperchen. Beginnt nun die Entwicklung innerhalb dieser Zellen, so verschwindet zunächst der scharfe Kontour des Kerns, derselbe erhält einen außerordentlich

hellen Hof und das Chromatin ballt sich fest kugelförmig zusammen. In welcher Weise Letzteres geschieht, vermochte ich nicht zu verfolgen. Gleichzeitig verliert sich auch die Grenze des Protoplasmas gegen die des einhüllenden Protoplasmas der Zelle *B*, und wir sehen nun die Zelle kleiner geworden, eigentlich bloß aus einem runden Chromatinballen bestehen, konzentrisch umgeben zunächst von einem farblosen, dann von einem schwach gefärbten, nicht abgegrenzten Protoplasma-mantel. Der Chromatinballen rückt nun an die Peripherie der Zelle, so dass der helle Hof nach dieser Seite verschwindet und das Protoplasma nach der entgegengesetzten Seite sich immer weiter ausstreckt, so dass es schließlich an dem dunkeln Kern hängt, wie etwa der Schweif am Kometen. Nach und nach streckt sich auch der Chromatinballen, sieht zunächst aus wie ein Bacillenstäbchen, dann beginnt er sich spiralig zu rollen, so dass wir bald Bilder von ihm sehen, wie wir sie in Präparaten von Spirillen zu finden gewohnt sind. Es sind dies die höchst charakteristischen Köpfe der schon oft abgebildeten Spermatozoen der Singvögel. Die Fragen nach der Entstehung des Mittelstückes, des Schwanzstückes, nach dem Nebenkern etc. lasse ich vollständig unberührt, — ich hoffe durch die angeführten Thatsachen mit hinreichender Sicherheit aber so viel festgestellt zu haben, dass sich unmittelbar in den Zellen vom Typus  $A_2$  Entwicklungserscheinungen verfolgen lassen, welche nur als solche von Samenfäden gedeutet werden können.

Hiermit sind wir im Studium der Wachsthumsvorgänge im Hoden des Sperlings so weit vorgeschritten, dass wir die gewonnenen Resultate mit den an funktionirenden Hoden von vielen Forschern gewonnenen vergleichen können. Wir sahen, dass sich schon im vollkommen ruhenden Hoden zwei Arten von Zellen unterscheiden lassen, von denen die einen, von uns mit *A* bezeichneten, in durch starke Protoplasmaentwicklung der anderen, als *B* eingeführten, gebildeten Höhlungen liegen. Die Zellen *B* vermehren sich im Verlaufe der Entwicklung bloß so stark, dass sie die Zellen *A* und deren Theilprodukte immer mit ihrem Protoplasma halb umhüllen oder vollständig einhüllen können. Die Zellen *A* vermehren sich, legen sich in mehreren Schichten den Zellen *B* auf, ihre Theilprodukte drängen sich in die centralen Protoplasmapartien der Zellen *B* ein, werden von denselben umflossen, nehmen dann erhebliche Massen von Chromatin auf oder bilden es in sich ( $A_1$ ), zerfallen auf karyokinetischem Wege in eine Anzahl kleiner runder Zellen ( $A_2$ ), und diese bilden sich endlich zu Spermatozoen um, so dass also die frisch gebildeten Spermatozoen noch mit den Zellen *B* in Verbindung stehen.



## B. Vergleich mit den am Hoden anderer Thiere gewonnenen Resultaten.

Was die über die Entwicklung der Spermatozoen bereits vorliegende Litteratur anlangt, so ist dieselbe seit den älteren, mit besseren optischen Hilfsmitteln durchgeführten Untersuchungen von v. SIEBOLD, WAGNER und v. KÖLLIKER derartig angeschwollen, dass die bloße kritische Sichtung, die Feststellung der gewonnenen Resultate und der Hinweis auf die bei ferneren Untersuchungen zu beobachtenden Punkte eine selbständige wissenschaftliche Leistung werden konnte. WALDEYER löste diese Aufgabe in einem Vortrage in der ersten Versammlung der anatomischen Gesellschaft zu Leipzig 1887<sup>1</sup> in musterhafter Weise, so dass die ermüdende Aufzählung der einzelnen Publikationen<sup>2</sup>, die bis zu jenem Zeitpunkt erschienen sind, wohl unterbleiben darf.

Während die einzelnen Beobachter über das Vorhandensein der verschiedenartigen Zellgebilde im Hoden mehr und mehr zur Übereinstimmung gelangen, weichen sie hinsichtlich der Deutung noch immer erheblich von einander ab. Eine Folge hiervon ist eine außerordentlich differente Nomenklatur. Es ist sicher nicht zu hoch gegriffen, wenn man sagt, dass für jedes Zellgebilde des Hodens zehn synonyme Bezeichnungen existiren, weil sich die einzelnen Beobachter schwer selbst zu wenig wichtigen Koncessionen entschließen können. WALDEYER beklagt sich in seinem Vortrage über denselben Punkt und bezeichnet es aus verschiedenen Gründen als wünschenswerth, die Bezeichnungen, welche DE LA VALETTE ST. GEORGE einführte, allgemein anzunehmen. Es ist ja sicher, dass die Auffassung von DE LA VALETTE verschiedentlichen und wohl auch berechtigten Widerspruch gefunden hat, dass auch die Begriffe, welche er ursprünglich mit seinen Benennungen verband, zum Theil sich geändert haben; das reicht aber nach meiner Meinung nicht hin, zur Einführung einer vollständig neuen Bezeichnung zu zwingen. Man denke an andere Ausdrücke in der Zoologie, beispielsweise an das Wort Zelle, und man wird zugeben, dass Deutung und Abgrenzung der Begriffe häufig sich geändert haben, ohne dass man den Namen fallen ließ. Wer sich nicht ganz speciell mit der Spermatogenese beschäftigt, wird, wie die Sache jetzt liegt, nur schwer einen klaren Überblick über den derzeitigen Stand der Frage gewinnen. Ich folge also in meinen Ausführungen dem Rathe WALDEYER's und halte mich so weit als möglich an die Bezeichnungen DE LA VALETTE's, wie er

<sup>1</sup> Anat. Anzeiger, herausgeg. von Professor Dr. BARDELEBEN. II. Jahrg. Nr. 42.

<sup>2</sup> Das von mir geführte Litteraturverzeichnis weist 406 Nummern auf und kann durchaus keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen.

sie im letzten seiner spermatologischen Beiträge<sup>1</sup> theils giebt, theils selbst acceptirt. Er präcisirt dort seine Stellung zur Spermatogenese speciell der Insekten und Amphibien folgendermaßen: Die Stammsamenzelle, Spermatogonie, producirt durch Theilung Samenvermehrungszellen, Spermatocyten, aus diesen gehen durch fortgesetzte Theilungen die Samenausbildungszellen, Spermatiden, hervor, welche endlich zu Samenkörpern, Spermatosomen, sich entwickeln. Bis zu diesem Punkte stimmen die neueren Untersucher der männlichen Geschlechtsorgane fast vollkommen überein, man kann also auch die verschiedenen Bezeichnungen als allgemein geltend annehmen. Alles Weitere ist sehr reich an Kontroversen, ich verweise auf WALDEYER'S Vortrag und gehe gleich auf die Richtung los, der ich mich für die Fringilliden anschließe. Nach der DE LA VALETTE'schen Meinung sind zwar zwei Zellarten im Hoden vorhanden, doch bleibt die eine, die sogenannten Follikelzellen, welche die Spermatocyten bzw. Spermatiden mehr oder weniger vollständig einschließen, für die Spermatogenese vollständig bedeutungslos. Eine andere und zwar, wie es scheint, mehr und mehr Raum gewinnende Auffassung lässt nicht nur zwei Zellarten im Hoden vorhanden sein, sondern sich auch beide aktiv an der Spermaentwicklung betheiligen. Speciell bei den Säugethieren sollen sich nach dieser Auffassung die Zellen, welche DE LA VALETTE Follikelzellen nennt, mit den Spermatiden kopuliren und erst hierdurch letztere in die Lage kommen, sich zu Spermatosomen auszubilden. Wer der letzteren Annahme huldigt und nichts wider den Begriff eines einzelligen Follikels hat, könnte ruhig die zweite Zellart mit DE LA VALETTE »Follikelzellen« nennen, wenn sich dieser Autor nicht in der oben erwähnten Mittheilung gar so energisch selbst gegen eine solche Bezeichnung ausgesprochen hätte, aus diesem Grunde wird leider eine Differenz in der Nomenklatur bestehen bleiben müssen. Die eben erwähnte Auffassung der Spermatogenese knüpft an ein Gebilde, welches zuerst v. EBNER<sup>2</sup> eingehend beschrieb und Spermatoblast nannte. Dieser Autor sah die Wandschicht der Samenkanälchen, gebildet aus polygonalen Zellen (Keimnetz), welche protoplasmatische Fortsätze nach dem Lumen treiben, und in diesen Lappen durch endogene Kernbildung die Samenkörper entwickeln sollen. Er nannte nun Spermatoblast eine derartige wandständige Zelle mit ihren protoplasmatischen Ausläufern und den darin befindlichen jungen Spermatosomen. Da das Gebilde seinem Bau nach

<sup>1</sup> Archiv für mikr. Anat. Bd. XXX.

<sup>2</sup> v. EBNER, Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden bei den Säugethieren und beim Menschen. ROTTET'S Unters. Graz 1874.

in der v. EBNER'schen Weise jetzt allgemein beschrieben wird, so lässt man ihm wohl am besten den Namen Spermatoblast, obwohl, wie wir gleich sehen werden, sich die Ansichten über die Natur desselben wesentlich geändert haben. MERKEL<sup>1</sup>, SERTOLI<sup>2</sup>, RENSON<sup>3</sup>, BROWN<sup>4</sup> etc. traten für die Entwicklung der Spermatozooten aus den Spermatiden ein, und eben so haben in neuester Zeit namentlich BENDA<sup>5</sup> und wieder v. EBNER<sup>6</sup> es wahrscheinlich gemacht, dass die Spermatiden in die protoplasmatischen Fortsätze der Keimnetzzellen einwandern und erst dadurch in die Lage kommen, sich weiter zu entwickeln, so dass man sich den Spermatoblasten als aus verschiedenen Zellen hervorgegangen denken muss. Diese letztgenannten Forscher stimmen bis auf Nebenfragen vollständig überein, so dass sich der Bau des thätigen Säugethiersamenkanälchens nach ihnen folgendermaßen schildern lässt: An der Wand des Kanälchens finden sich Zellen mit einem Kern, der stets folgende Merkmale besitzt: »eine wenig tingible, also sehr zarte peripherische Chromatinschicht, einen nicht färbbaren Inhalt, einen großen Nucleolus, der durch einige wenige Chromatinfäden mit der Chromatinmembran in Verbindung steht. Seine Gestalt ist sehr variabel, die Oberfläche oft tief gefaltet, kurz, wir haben einen exquisit bläschenförmigen Kern vor uns« (BENDA). Das zu diesem Kern gehörige Protoplasma legt sich der Wand an und treibt einen fädigen Fortsatz nach dem Inneren des Kanälchens; es scheint nach BENDA keine membranartige Begrenzung zu haben, sondern passt sich in außerordentlich wechselnder Weise den Nachbar-elementen an. Diese Zellen werden von BENDA »Fußzellen« von v. EBNER »SERTOLI'sche Zellen« genannt, weil sie SERTOLI zuerst richtig beschrieb, es sind die »Follikelzellen« von DE LA VALETTE ST. GEORGE. Zu diesen wandständigen Zellen mit variablen Kontouren kommen nun weitere wandständige Zellen anderer Art. Dieselben sind rundlich, ihr Kern hat eine Chromatinmembran, ein Kernkörperchen und fein granulirtes Chromatin. Sie sind nicht zahlreich und zeigen in bestimmten Perioden der Spermatogenese mitotische Kerntheilungen. In der DE LA VALETTE'schen Nomenklatur sind das die Spermatogonien. Dieselben entwickeln sich weiter, vergrößern sich, rücken von der Wand ab, bekommen scharfe Kontouren, sind elliptisch oder spindelförmig, wobei

<sup>1</sup> MÜLLER's Archiv. 1874 und »Unters. aus dem anat. Inst. zu Rostock«. 1874.

<sup>2</sup> Archivio per le science mediche. Anno 1877.

<sup>3</sup> Archives de Biologie. T. III. 1882.

<sup>4</sup> Journ. of microsc. science. Juli 1885.

<sup>5</sup> Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens einiger Säugethiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbelthierklasse. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXX.

<sup>6</sup> Zur Spermatogenese bei den Säugethieren. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXI.



sich die Längsachse radiär stellt, ihr Kern hat einen grobfädigen Chromatinknäuel. Es sind das die Spermatocyten von DE LA VALETTE. V. EBNER, der sie HENLE'sche Zellen nennt, hebt von ihnen besonders hervor, dass sie sich sehr lange in den Prophasen der Mitose befinden, »indem erst ein eng gewundener, dann ein lockerer Knäuel, dessen Fäden sich mit Safranin und Hämatoxylin stark färben, sichtbar ist«. Diese Spermatocyten theilen sich (muthmaßlich zweimal) auf karyokinetischem Wege und liefern alsdann die Spermatiden (Samenbilder [BENDA], Samenzellen KÖLLIKER's [V. EBNER]). Von diesen Spermatiden nun bekommt man nach V. EBNER »den Eindruck, dass sie, früher regelmäßig über einander geschichtet, sich gegen die centralen Fortsätze der SERTOLI'schen Zellen hin bewegen, weil die regelmäßige Ordnung aufgehoben wird und eine dichtere Gruppierung der Zellen um diese Fortsätze herum unverkennbar wird. Alsbald wird nun eine Anlagerung der Zellen und eine Verschmelzung derselben mit den Fortsätzen der SERTOLI'schen Zellen vollzogen. Damit ist der Spermatoblast fertig und zugleich die eigentliche Samenfadenbildung, die erst im Spermatoblasten stattfindet, eingeleitet«. In dieser Weise studirten BENDA und V. EBNER die Entwicklung der Samenfäden im funktionirenden Kanälchen. BENDA beobachtete ein schubweises Auftreten der einzelnen Zellumwandlungen, V. EBNER stellte sogar eine gewissermaßen wellenförmig durch das Kanälchen von seinem blinden Ende an verlaufende Samenfadenbildung fest und bestimmte die zu einer vollständigen Sekretion nöthige Kanälchenlänge auf 32 mm. Vielleicht die wesentlichste Differenz zwischen beiden Forschern bezieht sich auf die Spermatoblastkerne. Während nämlich BENDA annimmt, dass derartige Kerne bei der Samenausstoßung verloren gehen, konstatirt V. EBNER, dass dieselben niemals Theilungserscheinungen zeigen und »daher wohl während der ganzen Funktionsdauer des Hodens als beständige Gebilde fungiren«. Die Frage nach einer Regeneration dieser Zellen dürfte in der That schwer zu beantworten sein.

BENDA<sup>1</sup> konstatirte übrigens, »dass der Dualismus der Elemente im Hoden schon in Stadien ausgebildet ist, wo im Ovarium eine Differenzirung der verschiedenen Elemente der Eifollikel noch nicht bemerkt wird«. Er vermuthet ferner, »dass die Ursamenzellen dem Keimepithel, die zweite Zellart (seine Fußzellen) den vom WOLFF'schen Körper einwuchernden Epithelgängen, den späteren Ausführungsgängen (Hodennetz) entstammen.

V. EBNER bringt in seiner Arbeit Beweise für die aktive Betheiligung

<sup>1</sup> Anat. Anzeiger. II. Jahrg. Nr. 12.

seiner SERTOLI'schen Zellen an der Spermatogenese, indem er auf eine regelmäßig mit der Samensekretion verlaufende Wanderung von Fetttröpfchen und tingiblen Körnchen vom Lumen nach der Basis hinweist.

Bis zu diesem Stand der Dinge hat WALDEYER sein Referat geführt (die v. EBNER'sche Arbeit konnte WALDEYER nicht berücksichtigen, weil sie noch nicht erschienen war, sie wurde hier gleich mit der BENDA'schen besprochen, weil sie sich so eng an dieselbe anschließt). Seitdem ist in Bezug auf Spermatogenese der uns lediglich interessirenden Thierklassen der Säugethiere und Vögel zunächst erschienen:

NIESSING, Untersuchungen über die Entwicklung und den feinsten Bau der Samenfäden einiger Säugethiere (Preisschrift der medicinischen Fakultät der Universität Würzburg)<sup>1</sup>.

Diese Arbeit wendet sich scharf polemisch gegen BENDA (die v. EBNER'sche Arbeit war dem Autor noch nicht bekannt) und stellt sich dar als eine Verschmelzung der von BIONDI<sup>2</sup> aufgestellten Ansicht mit der seiner Zeit von v. KÖLLIKER<sup>3</sup> vertretenen, nach welcher die Samenfäden in Bläschen entstehen sollen. NIESSING lässt nach und nach alle Zellen des Samenkanälchens in Spermatozomen übergehen und stellt die Existenz der Fußzellen entschieden in Abrede, außerdem sieht er »auf Schnitten selten, in ganz frischen Präparaten aber sehr häufig große Zellen mit 2—12 Kernen«. Dieselben hält er für Mutterzellen (Spermatocyten), deren Hülle erhalten blieb, während ihr Kern zu Tochterzellen zerfiel; die Tochterzellen (Spermatiden) sollen innerhalb der Hülle auch zu Spermatozomen werden können, dann soll die Hülle platzen und die Samenfäden sollen frei werden. Ausdrücklich stellt NIESSING in Abrede postmortale Konfluenzprodukte vor sich gehabt zu haben, das könne bei DE LA VALETTE der Fall gewesen sein, bei ihm sicher nicht; seine derartigen Zellen seien stets vollkommen rund gewesen (cf. seine Fig. 44). Merkwürdig ist es, dass er auf Schnitten solche Gebilde selten gesehen zu haben zugiebt und in sehr complicirter Weise eine Konservierungsmethode schildert, die einzig zuverlässige Präparate zu liefern im Stande sei. Schwer verständlich ist mir ferner, wie die Unmasse »Eiweiß«, welche er in seiner Fig. 20 abbildet, in der kleinen central gelegenen Hülle Platz gehabt haben soll, und wie überhaupt diese Hülle nach dem Platzen allemal ganz in das Innere der Eiweißmasse gelangen soll, viel eher dürfte dieselbe doch bloß einen Riss nach dem Locus minus resistens hin bekommen, und im Übrigen den

<sup>1</sup> Verh. der phys.-med. Ges. zu Würzburg. Neue Folge. Bd. XXII. •

<sup>2</sup> Archiv für mikr. Anat. Bd. XXV oder siehe WALDEYER.

<sup>3</sup> Neue Denkschr. der allgem. Schweizer Gesellsch. f. d. ges. Naturw. Bd. VIII.

Nachbarelementen glatt angedrückt bleiben. Ich habe für Säugethiere keine genügende Erfahrung, um die NIESSING'sche Meinung zurückweisen zu können, beim Sperling habe ich nie mehrkernige Zellen gefunden, außer in frischen Präparaten, wo sie sehr häufig sind, auf Schnitten fand ich sie nur einmal beim Haushahn in einem Falle, in dem ich vorweg wusste, dass die Fixirung mangelhaft war. Demnach muss ich für mein Objekt die Existenz dieser eigenthümlichen Zellen ganz entschieden in Abrede stellen. Zu demselben Resultat gelangte auch HERMANN in seiner Arbeit, »Beiträge zur Histologie des Hodens«<sup>1</sup>. Dieser Autor stellt sich ganz auf die Seite BENDA's und v. EBNER's und meint, dass NIESSING's Ansicht nur »in der äußerst mangelhaften Anwendung der Präparationsmethoden von Seite des Autors begründet ist«. Im Übrigen beschreibt HERMANN mit allen modernen Mitteln der Technik äußerst sorgfältig durchgeführte Untersuchungen in Bezug auf den feinsten Bau der einzelnen Zellelemente im Hoden der Säugethiere und Amphibien. Auf eine kleine Differenz hinsichtlich der Nomenklatur zwischen HERMANN und mir möchte ich hinweisen. HERMANN nennt nämlich die Zellen mit dem dichten Knäuel nach H. BROWN »growing cells«, und erst ihre weiteren Entwicklungsstadien mit den dünneren Knäueln Spermatocyten, während ich den letzteren Namen auf alle zwischen den Spermatogonien und den Spermatiden liegenden Zellen ausdehne. v. EBNER nennt alle diese Zellen mit dem gemeinsamen Namen der HENLE'schen Zellen.

Vergleichen wir die Resultate, zu denen BENDA, v. EBNER, HERMANN bei der Untersuchung funktionirender Hodenkanälchen der Säugethiere gelangten, mit den Ergebnissen, die wir, den Hoden von *Fringilla domestica* in seiner Entwicklung von der Winterruhe zur Brunft Schritt für Schritt beobachtend, erhielten, so stoßen wir auf eine merkwürdige Übereinstimmung. Wir finden im Vogelhoden eben so wie im Säugethierhoden zwei Zellenarten, und zwar im juvenilen eben so gut wie im ruhenden oder funktionirenden. Wir können die Beschreibung, welche jene Autoren von den einzelnen Zellelementen geben, geradezu wörtlich übertragen auf die Gebilde, welche wir nach und nach beim Sperling entstehen sahen. Unsere Zellen *A* sind die Spermatogonien, die daraus hervorgehenden *A*<sub>1</sub> die Spermatocyten, die aus diesen sich entwickelnden *A*<sub>2</sub> die Spermatiden, welche beide in ihrer Verbindung mit den Zellen *B* die Spermatoblasten darstellen und sich zu Spermatozomen ummodelln. Wie wir oben dargethan haben, wird man sich dazu entschließen müssen, den Zellen *B* einen besonderen Namen zu geben,

<sup>1</sup> Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIV.



der von DE LA VALETTE abweicht. Ich würde mich am liebsten an SERTOLI anschließen, der sie Cellule ramificate nennt, da sich dieser Name aber im Deutschen als Substantiv schlecht macht, und da mir ferner auch der v. EBNER'sche Vorgang, sie mit dem Autornamen zu belegen, nicht zusagt, so nenne ich sie mit BENDA »Fußzellen«. Ihrer physiologischen Bedeutung nach, die ihnen ja wohl nicht abgesprochen werden kann, dürften sie als »Hilfszellen« bezeichnet werden können, doch sei es ferne von uns, einen neuen Namen einführen zu wollen. Es gelang uns, wie aus dem Gesagten hervorgeht, das was v. EBNER und BENDA an ein und demselben thätigen Hoden gesehen haben, im Vogelhoden in streng chronologischer Aufeinanderfolge zu beobachten und damit die Richtigkeit der Ansicht, welche jene Autoren über die Abstammung der einzelnen Zellgebilde des funktionirenden Hodens gewonnen haben, auf einem neuen Wege zu erweisen.

### C. Das funktionirende Hodenkanälchen bei *Fringilla domestica*.

Da die Übereinstimmung in der Existenz und im Ursprung der einzelnen Zellarten des Säugethier- und Vogelhodens natürlich Differenzen hinsichtlich der Zahl, Anordnung, Funktionsart etc. nicht ausschließt, so wollen wir jetzt noch kurz den funktionirenden Fringillidenhoden beschreiben und mit dem thätigen Säugethierhoden vergleichen. Von vorn herein wird man Unterschiede erwarten dürfen, wenn man an die Art des Geschlechtslebens der meisten Säugethiere und gerade der Fringilliden denkt. Die meisten Säugethiermännchen äußern Brunftgefühle während des ganzen Jahres, oder doch längere Zeit hindurch, während die durch geradezu musterhafte Monogamie sich auszeichnenden Fringilliden, wie schon oben ausgeführt, eine kurze Brunftperiode haben, in der noch dazu nur einige Höhepunkte wirklich zum geschlechtlichen Verkehr zu führen scheinen.

Wir haben die Entwicklungsvorgänge verfolgt, bis wir in der Lage waren, die Umbildung der Spermatiden, die wir als Zellen  $A_2$  einführten, zu Spermatozoonen in großen Zügen zu schildern. Dazu diente uns der Hoden eines am 26. März getödteten Sperlings. Das Bild, welches das Hodenkanälchen eines am 18. April getödteten Sperlings darbietet, ist nur wenig komplicirter, es treten zu dem schon Bekannten bloß die Spermatoblasten, in dem Grade der Entwicklung, den v. EBNER u. A. aus dem Säugethierhoden abbilden, da wo sich schon wieder eine neue Spermatidengeneration auszubilden beginnt. Der Kern der zu Spermatoblasten gewordenen Fußzellen liegt in der uns schon geläufigen Form der Wand direkt an, von ihm strahlt fast senkrecht zur Kanälchenwand

das Protoplasma aus, eine ziemlich grobe Fadenstruktur zur Schau tragend. Diese Fädigkeit lässt sich auch da noch deutlich erkennen, wo die Köpfe der Spermatozomen in ihm eingebettet liegen, möglicherweise umhüllt es auch noch die Schwanzfäden der Spermatozomen, doch vermag ich darüber nichts Bestimmtes auszusagen, weil diese letzteren, häufig schwach gewellt vorliegend, sich mit meinen Systemen nicht scharf von den protoplasmatischen Fäden trennen lassen, namentlich wenn man die Beschreibung liest, welche v. EBNER (p. 277) von »pseudopodienartigen Gebilden« an seinen Rundzellen und HENLE'schen Zellen giebt. Das Spermatozomenbündel verliert sich etwa am Ende des ersten Drittels vom Kanälchendurchmesser in eine protoplasmatische Masse, welche vollständig übereinstimmt mit den Enden der v. EBNER'schen Spermatoblasten, dieselbe dürfte demnach möglicherweise aus den Fortsätzen der Fußzelle bestehen. Sicher aber enthält sie die für die Spermatozomenbildung belanglos bleibenden Plasmatheile der Spermatiden. v. EBNER widmet diesen Gebilden eine längere Auseinandersetzung, er beschreibt Fetttropfen und tingible Körnchen in ihnen und sieht dieselben in bestimmten Stadien, nämlich nach Abstoßung der Samenfasern bis zur Neubildung von Spermatoblasten durch das Plasma der Fußzelle nach der Wand hin wandern und dort verschwinden, also wohl resorbirt werden. Nach ihm sehe man hier einen Vorgang sich abspielen, durch den gewissermaßen das Thier zu retten sucht, was sich bei dem mit Nothwendigkeit bei der Spermabildung erfolgenden Substanzverlust retten lässt. Die Spermatoblasten hätten demnach darin ihre physiologische Bedeutung, dass sie diese Ersparnisse vermitteln und ermöglichen. Ich habe dieser, eine besondere sorgfältige Untersuchung erfordernden Frage keine große Aufmerksamkeit zugewendet, muss aber doch als sicher hervorheben, dass man in den losgelösten, im Kanälchen frei schwimmenden Spermamassen sehr viele protoplasmatische Kugeln und tingible Körnchen etc. beim Sperling findet, woraus hervorgeht, dass zum mindesten der größte Theil der Spermatiden bei der Spermatozomenbildung dem Thier verloren geht, dabei kann ja immer noch etwas wieder durch die Spermatoblasten resorbirt werden.

Die Längsschnitte durch die Hodenkanälchen des Sperlings erlangen gerade durch das starke Hervortreten protoplasmatischer Massen ein sehr charakteristisches Gepräge. Die Fußzellen liegen so dicht beisammen, dass sie bloß ein bis drei Spermatogonien zwischen sich haben, so dicht liegen natürlich auch die Spermatozomenbündel. Letztere reichen, wie bemerkt, bis an das Ende des ersten Drittels vom Kanälchendurchmesser und dort bilden die Plasmatheile, welche den Samen-

fäden wie zähe Tropfen anhängen, eine dichte Masse, verschmelzen vollständig mit einander, so dass ihre Gesammtheit einen vollkommenen Cylinder concentrisch zu der Kanälchenwand zusammenbaut. Innerhalb dieses Rohres nun fließt die Masse der losgelösten Spermatozoonen in einem wahren Strome protoplasmatischer Massen, die sich sehr häufig etwas kugelig zusammenballen. Die Längsschnittbilder erinnern auffällig etwa an einen Bach oder an eine Chaussee, längs deren Bäume angepflanzt sind, deren Kronen sich durch einander verzweigen. Die losgelösten Spermatozoonen würden bei der Weiterführung dieses Vergleichs etwa die Stämme eben jener auf dem Bache verfloßten oder auf der Straße fortgeführten Bäume sein. Die losgelösten Spermatozoonen kommen beim Sperling gar nicht in Verbindung mit den noch nicht reifen, können also auch sicher nicht losreißend auf letztere wirken, wie NIESING von seinem ersten Schub der Säugethiersamenkörper behauptet. Der ganze Mantel zwischen der Kanälchenwand und dem centralen Protoplasmarohre ist vollkommen isolirt, die Entwicklungsvorgänge können in demselben ganz ungestört verlaufen. Man sieht innerhalb dieses Mantels zu beiden Seiten der Spermatozoonenbündel im Schnitt nun die verschiedenen Zellenarten im Allgemeinen säulenförmig aufgebaut und zwar reichen die centralst gelegenen meistens weit an den Spermatozoonenfäden hinauf. Diese innersten Zellen sind Spermatiden, welche anfangen in Spermatozoonen überzugehen, sie haben also runde oder schon längliche, tief dunkel gefärbte Kerne mit einem sehr hellen Hof. Wandwärts liegen nun chronologisch geordnet die eigentlichen Spermatiden und dann die Übergangsstufen zu den Spermatozyten, diese selbst, jedoch nicht allemal in typischer Ausbildung und endlich in ein oder zwei Lagen die Spermatogonien.

Was den Abstand zweier Samenfadenbündel von einander anlangt, so beträgt derselbe im Allgemeinen so viel, dass zwei Zellsäulen zwischen ihnen Platz finden, hin und wieder sieht man auch bloß eine Säule dazwischen, oder aber es finden deren drei bis vier Platz. Man zählt 38—40 Spermatozoonenbündel auf einem Kanälchenquerschnitt.

Erhebliche Schwierigkeiten stellen sich der Beobachtung der Protoplasmaausläufer des Spermatoblasten entgegen. BENDA und v. EBNER verlegen beim Säugethier die Copulation derselben mit den runden Hodenzellen, den Spermatiden, in die Zeit, wo letztere aus der Theilung der Spermatozyten als einfache runde Zellen hervorgegangen sind und noch keine Spur von Spermatozooneneigenthümlichkeiten zeigen. Wir hatten Gelegenheit, bei den Fringilliden zu beobachten, dass das erwähnte Protoplasma schon die sich bildenden Spermatozyten umfloss und dass die Theilungen dieser letzteren zu Spermatiden also schon



innerhalb jenes Protoplasmas erfolgten. Hieraus ergibt sich mit Nothwendigkeit, dass der Spermatoblast bei unserem Objekt etwas complicirter aufgebaut ist, indem wir nicht bloß Spermatiden in ihm finden, sondern auch schon Spermatocyten und die einzelnen Übergänge derselben zu den Spermatiden. Alles, was das indifferente Drüsenepithel des Hodens zu einer Sexualdrüse machte, geschieht durch eine Verbindung der indifferenten Drüsenepithelzellen mit einer zweiten Zellart<sup>1</sup>. Schnitte, welche schräg durch das Kanälchen gehen oder dasselbe nahe dem Rande längs treffen, begründen die oben angeführte Ansicht vom Bau des Spermatoblasten. Man sieht nämlich da Bilder, wo die in Protoplasma eingebettet liegenden Schwanzfäden oder auch die Köpfe der Spermatozoen quer oder schräg durchschnitten sind und diese stehen durch labile Protoplasamassen und -stränge in Verbindung mit Spermatiden und Übergangsformen derselben zu Spermatosomen, aber auch mit Spermatocyten mit und ohne Theilungserscheinungen. Alle diese Zellelemente liegen kreisförmig um die Bündel herum und sind also offenbar dem Spermatoblasten zugehörig. Einen weiteren Beweis liefern Isolationspräparate. Es gelingt mitunter, einen Spermatoblasten in derselben Form zu isoliren, wie solche von Säugethieren bekannt ist; ungleich häufiger aber, und dadurch auf einen festeren Zusammenhang hindeutend, findet man um die Spermatosomenbündel herum einen Mantel von Spermatocyten, Spermatiden und sich entwickelnde Spermatosomen, während die centralen Spermakörper augenscheinlich zur Auswanderung fertig sind.

Der Spermatoblast ist nach dem Gesagten beim Sperling nicht wie beim Säugethier als ein einheitliches Gebilde zu deuten, welches mit einer kleineren Gruppe von Spermatosomenbildnern steht und fällt, sondern er macht hier viel mehr Entwicklungsprocesse durch, die, wie wir weiter unten sehen werden, für die Intensität und den Verlauf der Samenfadenentwicklung von höchster Bedeutung sind und tiefgreifende Unterschiede zwischen den beschriebenen Säugethier- und unserem Vogelhoden begründen.

Ein erheblicher Unterschied zeigt sich zwischen beiden Beobachtungsobjekten schon in der Zahl der zelligen Elemente. v. EBNER zählt in einem Spermatoblasten 8—12, mitunter auch mehr Spermatozoen und leitet dieselben von mehreren Wandzellen ab, deren jede durch eine Theilung eine seiner HENLE'schen Zellen liefern soll, während sich aus letzterer durch zwei Theilungen vier Spermatiden entwickeln.

<sup>1</sup> cf. GRÜNBAGEN, Lehrbuch der Physiologie.

Nach seinen Abbildungen findet sich im Allgemeinen nur eine Spermatogonie zwischen zwei Spermatoblasten, eben so bloß eine Spermatocyte und in doppelter Reihe vier Spermatiden über einander. Bei uns sind in demselben Raum meist zwei, oft sogar mehr Spermatogonien und eben so viele Spermatocyten, ferner eben so viel Übergangsbilder derselben zu Spermatiden, schließlich oft sechs bis acht Spermatiden über einander in mindestens doppelter Reihe zu zählen. Danach nimmt es nicht Wunder, dass man statt der 8—12 Spermatozomen des Säugethierspermatoblasten beim Sperling 40—50 annähernd gleich weit entwickelte Samenkörperchen einer Fußzelle anhängen sieht. Hieraus folgt, dass bei letzterem Objekt auf derselben Fläche viel mehr Spermatozoen gebildet werden, als bei den Säugethieren.

So leicht verständlich in dem Sperlinghoden das Bild eines funktionirenden Samenkanälchens in Betreff seiner zelligen Elemente ist, wenn man Schritt für Schritt seine Entwicklung beobachtet hat, so erheben sich bei seiner Betrachtung andere, mehr physiologische Fragen, die außerordentlich reich sind an Kontroversen und zum Theil noch keine befriedigende Lösung gefunden haben. Wie funktionirt der ganze Hoden? läuft eine Sekretionswelle durch die Kanälchen, so dass wir allmählich die einzelnen Phasen zu Gesicht bekommen, wie BENDA und v. EBNER beim Säugethier beobachteten, oder erfolgt die Samensekretion nach irgend einem anderen Modus? Wie geschieht die Erneuerung der Spermatoblasten? wie die Abstoßung der ausgebildeten Spermatozomen?

Was zunächst die Frage nach der topographischen Vertheilung der einzelnen Entwicklungsstadien anlangt, so kommen BENDA, v. EBNER und FÜRST<sup>1</sup> zu der Überzeugung, dass die einzelnen Stadien schubweise von einer größeren Anzahl benachbarter Zellen durchlaufen werden und dass diese einzelnen Schübe gesetzmäßig neben einander verlaufen, so dass sich also gleichsam Sekretionswellen durch das Kanälchen verfolgen lassen. BENDA im Besonderen unterscheidet vier schubweise verlaufende Akte: »1) Vermehrung der Stammzellen (Spermatogonien), 2) Produktion von Samenzellen (Spermatiden) durch einen Theil der Stammzellen, 3) Copulation der Fußzellen mit den Samenzellen, 4) Umwandlung der kopulirten Samenzellen in Spermatozoen.« Und weiter: »Die verschiedenen Akte der Samensekretion greifen in jedem Kanälchenabschnitt gesetzmäßig in einander, derart, dass immer bestimmte Punkte zeitlich sich folgender Sekretionsschübe koincidiren. Wenn wir die Umwandlung einer Samenzelle in ein Sper-

<sup>1</sup> Die NIESSING'sche Ansicht über den Sekretionsverlauf, die allem Anschein nach lediglich durch die Beobachtung von Querschnittsbildern gewonnen ist, übergehe ich, da ich gar keine Anknüpfungspunkte finde.

matozoon als Zeitmaßstatuiren, fällt: a) mit dem Abschluss jeder Umwandlungsperiode die Vermehrung der Stammzellen zusammen; b) mit dem Beginn der Umwandlungsperiode beginnen die vorbereitenden Veränderungen der Stammzellen für die Samenzellenproduktion; c) die Vorbereitung einer Samenzellenproduktion nimmt immer zwei Umwandlungsperioden in Anspruch, es sind also immer zwei Produktionsschübe gleichzeitig in Vorbereitung; d) mit dem Abschluss jeder Umwandlungsperiode fällt wieder die Vollendung einer Samenzellgeneration zusammen, so dass beim Abschluss der Umwandlung in demselben Kanälchenabschnitt das Material für eine nächste Periode in Bereitschaft liegt.« v. EBNER maß, wie schon erwähnt, den Abschnitt des Kanälchens, in dem alle Phasen der Sekretion sich abspielen und erhielt dafür 32 mm. Was nun im Gegensatz hierzu den Fringillidenhoden anlangt, so liegen die Verhältnisse daselbst vollständig anders. Als wir oben den Bau des Spermatoblasten schilderten, fanden wir, dass mit einer Fußzelle alle Entwicklungsstadien der Spermatogonien mit Ausnahme der letzteren selbst, in Verbindung stehen. Daraus folgt, dass keine Sekretionswellen durch die Kanälchen des Sperlingshodens verlaufen, sondern dass sämtliche Entwicklungsvorgänge an einem Punkte zum Abschluss gelangen. Die Wellenlänge einer Samensekretionsperiode ist also hier gewissermaßen auf die Distanz zweier benachbarter Zellen zusammengeschrunpft. Die Spermatogonie und ihre ersten Derivate liegen direkt neben den Endprodukten dieses eigenthümlichen Entwicklungsprocesses. Hierin liegt zugleich der Grund, wesshalb der Hoden des Sperlings im mikroskopischen Präparat allenthalben einen so gleichmäßigen Eindruck macht. Ich habe die Ergebnisse BENDA's und v. EBNER's an einem Hoden von *Cervus elaphus* vollständig bestätigt gefunden und war überrascht, auf wie langen Strecken ich den nämlichen Stand der Spermaentwicklung beobachten konnte, bis dann ziemlich schnell sich das Bild vollständig änderte — hier dagegen, beim Sperling, findet man durch den ganzen Hoden hindurch fast überall dieselben Bilder. Einen thätigen Sperlingshoden zerlegte ich in über 4500 Schnitte und hätte an einem Schnitt, ja an einer Einstellung das Nämliche sehen können, wie an allen 4500. Auch hieraus geht hervor, dass auf einmal von derselben Sekretionsfläche bei unseren Vögeln ungleich mehr Spermatozoen hervorgebracht werden können, als bei den Säugethieren, und hierdurch kommen wir zu einer Erklärung der enormen, sprichwörtlich gewordenen, geschlechtlichen Leistungsfähigkeit des Sperlings, wenn er auf der Höhe der Brunft steht. Man denke nur, dass in jedem Spermatoblasten ungefähr 40 Spermatosomen auf annähernd derselben Stufe der Entwicklung stehen, dass die Spermato-



blasten dicht neben einander, etwa 40 auf einem Querschnitt liegen und man wird zu der Überzeugung kommen, dass hier eine Produktion von Spermatozomen möglich wird, welche alle etwaigen Nachtheile, die der Coitus ohne die Immission eines Penis etwa haben könnte, durch die Masse der Zeugungsstoffe ausgleicht.

Weiter fragen wir uns noch nach der Art, wie die Spermatozomen frei werden. BENDA antwortet darauf ausweichend, er lässt es unentschieden, ob die Lösung von der Fußzelle spontan oder passiv durch Druck seitens der wuchernden Nachbarelemente erfolgt. v. EBNER hebt ausdrücklich hervor, dass sich im Kanälchen keine Bewegungen der Samenfäden beobachten lassen. Mir selbst ist der eigentliche Ablösungsvorgang unklar geblieben. Man sieht die Übergangsstadien der Spermatiden zu Spermatozomen am weitesten nach dem Inneren des Kanälchens vorgeschoben und die reifsten Samenkörper am meisten der Wand genähert, muss also annehmen, dass die sich umbildende Spermatide oder wenigstens ihr Kern zunächst nach der Wand hin gezogen wird, während das Plasma allem Anscheine nach an dem sich entwickelnden Faden hinabrutscht und zur Bildung des oben beschriebenen Rohres im Kanälchen mitwirkt. Gelegentlich sieht man auch im Vogelhoden Spermatozoen bis an die Wand des Kanälchens reichen, ein Verhältnis, welches BRONDI bestimmte, den Übergang einer ganzen Generations säule zu Spermatozoen zu behaupten. Derartige, wandständige Spermatozomen fand ich nur sehr selten beim Sperling, am ehesten noch an Hoden von im Mai oder später getödteten Thieren, die im Ganzen ärmer sind an Zellen, vielleicht weil in ihnen während der Brutpflege eine Ruhepause in der Produktion eintritt. Nach dem eben Geschilderten kann offenbar der Druck der wuchernden Nachbarelemente eben so gut zum Festhalten der Spermatozomen dienen, wie zum Abstoßen derselben. Noch unklarer wird die Sache, wenn man das weitere Schicksal der Spermatoblasten ins Auge fasst. v. EBNER und BENDA sehen beim Säugethier die Spermatozomen sich gleichzeitig vom Spermatoblast lösen. Damit ist letzterer als solcher natürlich nicht mehr vorhanden, es liegt an seiner Stelle bloß eine Fußzelle mit weichem Protoplasmaleib vor. BENDA geht sogar so weit anzunehmen, dass auch die Fußzellen vielfach zu Grunde gehen, wogegen sich v. EBNER energisch sträubt. v. EBNER nimmt wohl mit Recht an, dass die Fußzellen während der ganzen Funktionsdauer des Hodens erhalten bleiben, obwohl er bei seiner Beschreibung des Keimnetzes noch eher eine Erneuerung der Fußzellen wahrscheinlich machen könnte, als BENDA, der bloß mitunter das Bild v. EBNER'scher Keimnetze findet. Mir ist es nirgends gelungen, im funktionirenden Kanälchen Theilungen der Fuß-

zellen zu finden. Die Theilungen, welche der Zahl der Fußzellen auf einem Querschnitt nach vorhanden sein müssen, fallen in die Zeit der Spermatocytenbildung, ich trete in Folge dessen auch dafür ein, dass Neubildungen von Fußzellen im funktionirenden Kanälchen nicht vorkommen.

Was das Verschwinden der Spermatoblasten anlangt, so muss ich für den Sperling nach meinen oben dargelegten Befunden einen anderen Modus statuiren, als dies v. EBNER und BENDA für die Säugethiere thun.

Die Spermatoblasten verschwinden im funktionirenden Sperlingshoden überhaupt nicht. Die ausgereiften Spermatozoen werden vielmehr abgestoßen oder lösen sich los, worauf dann die nächstreifen an ihre Stelle treten. Gleichzeitig rücken von oben ganz unreife Spermatosomen bezw. Spermatiden in den mittleren Protoplasmastrang des Spermatoblasten ein. Auch die übrigen Zellelemente rücken nach und am unteren peripheren Theile des Spermatoblasten werden neue Spermatocyten bezw. Spermatogonientheilprodukte von Protoplasma umflossen. Die Abstoßung geschieht augenscheinlich einzeln oder nur in kleineren Bündeln, je nachdem die Spermatosomen gleichzeitig reif werden. Man sieht häufig einzelne Samenfäden oder auch Bündel von solchen in der Richtung des Fußzellplasmas nach dem Lumen rücken, dort ihre gleichmäßige Stellung aufgeben und in den im Inneren sichtbaren Strom von Spermatosomen, kleinen Körnchen und Protoplasma Klümpchen eintauchen. Natürlich schlägt hierbei der Faden die Richtung jenes Stromes ein. Dass die reifen Spermatosomen wirklich stets durch die Mitte des Spermatoblasts auswandern, kann man an querschnittenen derartigen Gebilden sehr leicht feststellen. Man sieht dabei peripher oft Spermatiden, beziehentlich deren erste Umwandlungsstadien, central quer geschnittene Schwanzfäden von Spermatosomen und innerhalb derselben quer geschnittene Köpfe von auswandernden Samenkörperchen, Bilder also, die sehr dafür sprechen, dass die Lösung der Spermatosomen aus eigener Initiative erfolgt.

Da die weiteren Vorgänge im Sperlingshoden einer besonderen, auf die Rückbildungserscheinungen hinzielenden Untersuchung angehören, so sind wir am Ende unserer Aufgabe angelangt und können nun die im Hoden des Sperlings stattfindenden Entwicklungsprocesse in folgenden Worten kurz wiederholen:

Der ruhende Hoden des ausgewachsenen Sperlings, welcher sich histologisch so verhält wie der des Nesthockers, zeigt zwei Arten von Zellen: Fußzellen und Spermatogonien. Die letzteren liegen in von protoplasmatischen Ausläufern der ersteren gebildeten Kavernen. Beide Zellenarten vermehren sich, das Kanälchen vergrößert seinen Quer-

schnitt und die Spermatogonien liefern als erste Zellart von abweichendem Habitus die Spermatocyten. Dadurch dass dieselben vom Fußzellprotoplasma umflossen werden (Copulation nach BENDA), entstehen die jugendlichsten Spermatoblasten. In diesen Spermatoblasten, welche einen Zellmantel mit einem protoplasmatischen Inhalt, an dessen einem Ende der Fußzellkern sitzt, darstellen, zerfallen nun die obersten Zellen — Spermatocyten — nach mehreren Übergangsstufen in Spermatiden, und diese fangen an, sich in Spermatozomen umzubilden. Jetzt wird die Vereinigung der Spermatiden mit der Protoplasmaachse eine innigere, die jungen Spermatozomen dringen in der Plasmaachse nach der Kanälchenwand vor, sie reifen vollends, lösen sich einzeln oder partienweise los und ihr Platz wird sofort von dem jüngeren Nachschub eingenommen, während alle Zellen des Spermatoblasten nachrücken und unten immer neue Spermatocyten an seinen Mantel sich anlegen. Auf diese Weise verläuft die Spermatozomenentwicklung im funktionirenden Sperlingshoden überall gleichzeitig und gleichmäßig und diese höchst intensive Samenfadensbildung ruft eine überaus energische Brunft hervor.

Leipzig, im April 1890.

### Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind zwar ohne Camera lucida, aber mit möglichster Genauigkeit ausgeführt.

#### Allgemeine Bezeichnungen.

- A*, Spermatogonie;
- B*, Fußzelle;
- Tp*, Tunica propria;
- A<sub>1</sub>*, Spermatocyte;
- A<sub>1-2</sub>*, Übergangsstadien der Spermatocyten zu Spermatiden;
- A<sub>2</sub>*, Spermatide;
- sp*, Entwicklungsstadien der Spermatiden zu Spermatozomen;
- spz*, Spermatozoma;
- sps*, Spermatozomenschwanz;
- spk*, Spermatozomenkopf;
- P*, centrale, ein Rohr bildende Protoplasmaachse, von Fußzellen und Spermatiden herrührend;
- KP*, Protoplasma, welches im innersten Theil des Kanälchens schwimmt und die abgelösten Spermatozomen enthält.

#### Tafel VI.

Fig. 4. Theil eines Samenkanälchenlängsschnittes aus dem Hoden eines am 12. Januar getödteten Sperlings. Pikrokarmün.



Fig. 2. Theil eines Samenkanälchenlängsschnittes aus dem Hoden eines am 22. Januar getödteten Sperlings. Saures Karmin.

Fig. 3. Theil eines Samenkanälchenlängsschnittes aus dem rechten Hoden eines am 12. Februar getödteten Sperlings. Boraxkarmin.

Fig. 4. Theil eines Samenkanälchenlängsschnittes aus dem linken Hoden eines am 6. März getödteten Sperlings. Hämatoxylin.

Fig. 5. Längsschnitt durch eine Wand eines Samenkanälchens aus dem linken Hoden eines am 26. März getödteten Sperlings. Hämatoxylin.

Fig. 6. Eine andere Stelle aus dem nämlichen Hoden.

Fig. 7. Längsschnitt durch die Wand eines Samenkanälchens aus dem linken Hoden eines am 5. April getödteten Sperlings. Hämatoxylin.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Wand eines Samenkanälchens aus dem linken Hoden eines am 18. April getödteten Sperlings. Hämatoxylin. Das Bild zeigt einzelne auswandernde Spermatozoen, deren Fäden in die Richtung des Protoplasma-Spermatozoenstromes im Centrum des Kanälchens einlenken.

Fig. 9a. Schrägschnitt durch den Theil eines Spermatoblasts, wo die Spermatozoen anfangen sich in Spermatozoen umzubilden. Aus demselben Präparat wie Fig. 8.

Fig. 9b. Querschnitt durch den oberen Theil eines Spermatoblasts aus demselben Präparat. Man sieht quer geschnittene Köpfe auswandernder Spermatozoen inmitten der quer geschnittenen Schwänze reifender Spermatozoen.

---

# Bau u. Entwicklungsgeschichte v. *Pentastomum proboscideum* Rud. und *Pentastomum subcylindricum* Dies.

Von

Charles Wardell Stiles aus Hartford (Conn., U. S. A.).

Mit Tafel VII und VIII.

## I. Historischer Theil <sup>1</sup>.

### *Pentastomum proboscideum* Rud.

Der Species *P. proboscideum* wird zum ersten Male mit wenigen Worten in ALEX. VON HUMBOLDT'S Ansichten der Natur (p. 462. Erste Auflage erschien 1808) Erwähnung gethan. Er fand in den weitzelligen Lungen einer Klapperschlange mehrere Individuen dieser Species, hielt sie aber der Körpergestalt und der eigenthümlichen Bewaffnung wegen für einen Echinorhynchus. Bei näherer Untersuchung, deren Resultate er in den Erläuterungen und Zusätzen zu diesem Werke niederlegte (p. 227), änderte er seine Ansichten dahin um, dass dieses Thier wohl nicht zu der Klasse der Echinorhynchen, sondern vielmehr den Distomen zuzurechnen sei. Am selbigen Orte finden wir die wichtige und interessante Angabe, dass selbige die Bauchhöhle und Lungen des *Crotalus durissus*, welcher in Cumana bisweilen im Inneren der Häuser lebt und den Mäusen nachstellt, bewohnt.

RUDOLPHI<sup>2</sup> führt unsere Endoparasiten als *Distomum crotali* unter den Species dubiae auf. Kurz nachher (1841) veröffentlichte HUMBOLDT eine eingehendere anatomische Untersuchung<sup>3</sup>. Er stellt sie unter dem Namen *Porocephalus crotalus* zwischen *Haeruca* (PALLAS) und *Proboscidea* (BRUGNIÈRE). Nach seinen Angaben ist das vordere Körperende mit fünf krallenförmigen Haken bewaffnet. Die Vagina (Canal vermiforme) fand

<sup>1</sup> In Betreff der Geschichte der Gattung *Pentastomum* siehe LEUCKART'S »Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen«. Leipzig und Heidelberg 1860.

<sup>2</sup> Entoz. Hist. nat. 1809. Vol. II. P. I. p. 433.

<sup>3</sup> Recueil d'observations de Zool. et Anat. Comp. Vol. I. p. 298—304. Taf. XXVI, Fig. 1—4.

er einem Darne sehr ähnlich, fühlte sich aber durch die Analogie von der *Ascaris megalocephala* gezwungen, sie als ein Ovarium, das eigentliche Ovarium aber als Rückennerv in Anspruch zu nehmen. Die wirklichen Nerven, sowie ganglionäre Anschwellungen hat er nicht gefunden. Eben so ist der Anus seiner Betrachtung entgangen.

Im Jahre 1812 beschrieb RUDOLPHI die von HUMBOLDT beobachteten Pentastomen als *Polystomum* (*pentastomum*) und stellte sie den *Poly-stomum serratum*, *denticulatum* und *taenioides* sehr nahe<sup>1</sup>. Er kritisirt die eben genannte anatomische Untersuchung und giebt eine lateinische Diagnose für das Thier, ohne jedoch unsere Kenntnisse im geringsten zu erweitern. Auch in der Entozoorum Synopsis, 1819 (p. 124, 434 bis 435) erwähnt RUDOLPHI das Thier und giebt nochmals die im Wesentlichen gleiche Diagnose. In dem Appendix der Synopsis (p. 687—688) führt er an, dass er ein in Brasilien in den Lungen von *Crocodilus sclerops* aufgefundenes Exemplar vom Wiener Museum bekommen und eingehend auf seinen anatomischen Bau untersucht habe. Späterhin hat DIESING den Nachweis geliefert, dass der unter dem Namen *P. proboscideum* von RUDOLPHI beschriebene Parasit eine selbständige Species, und zwar *P. oxycephalum* ist.

In BREMSER's *Icones Helminthum*, 1824, finden wir mehrere Abbildungen von Thieren, welche den Namen *P. proboscideum* tragen. Nur die drei letzten Figuren (Fig. 22—24) haben auf unsere Species Bezug, die anderen stellen *P. subtriquetrum* Dies. vor.

In der zweiten Auflage HUMBOLDT's Ansichten der Natur (II, p. 6, 73), welche im Jahre 1826 erschien, schließt sich HUMBOLDT an die Ansichten RUDOLPHI's, nämlich dass dieser Parasit zu der Abtheilung *Pentastomum* gehöre, an.

Im Jahre 1836 gab DIESING seine Monographie der Gattung *Pentastomum* heraus. Er erkannte den Fehler, den RUDOLPHI bei seinen Untersuchungen gemacht hatte und trennte die Species *P. proboscideum* und *P. oxycephalum* von einander<sup>2</sup>. Gleichzeitig macht er auf die Ähnlichkeit des in den Lungen von *Python tigris* gefundenen *P. moniliforme* mit *P. proboscideum* aufmerksam. Wenn gleich seine Darstellung manche irrthümliche Angaben enthält, so ist doch die Schilderung der Anatomie in den Hauptzügen als zutreffend zu bezeichnen. Er wies nach, dass die Thiere, wie das schon früher seiner Zeit MEHLIS<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Erster Nachtrag zu meiner Naturgesch. der Eingeweidewürmer. p. 106—107. Berliner Mag. f. d. neuesten Entdeckungen in der gesammten Naturkunde.

<sup>2</sup> p. 20—22. *P. probosc.* Taf. I, Fig. 1—24; Taf. II, Fig. 3—13, 19; Taf. III, Fig. 37—41; Taf. IV, Fig. 1—10. *P. oxycephalum*, Taf. III, Fig. 16—23.

<sup>3</sup> Briefliche Mittheilungen an FR. S. LEUCKART. 1831. Erst in R. LEUCKART's Bau und Entw. der Pentastomen 1860 im Druck erschienen.



und NORDMANN<sup>1</sup> bei *P. taenioides* erkannten, geschlechtlich getrennt sind.

DUJARDIN'S *Histoire naturelle* (1845) enthält (p. 307) dieselben Speciescharaktere wie DIESING'S Monographie.

Auch E. BLANCHARD hat unsere Species untersucht und giebt an, zwei Schlundkommissuren gesehen zu haben<sup>2</sup>.

Im Jahre 1848 erschien eine kurze Abhandlung VAN BENEDEN'S über den Bau und Entwicklung der Pentastomen<sup>3</sup> und in dem darauffolgenden Jahre eine weit ausführlichere Arbeit von demselben Autor<sup>4</sup>. In der letzten wies er auf das Bestimmteste nach, was OWEN<sup>5</sup> leugnete, aber andererseits MEHLIS (l. c.), MIRAM<sup>6</sup>, NORDMANN (l. c.) und DIESING (l. c.) behaupteten, dass nämlich die Pentastomen geschlechtlich getrennt seien. VAN BENEDEN war der Erste, der die Embryonen von Pentastomen und zwar von *P. proboscideum* gesehen und näher untersucht hat. Das Vorhandensein von quergestreifter Muskulatur in dem ausgebildeten Thiere und die Gestalt der Embryonen veranlasste ihn, diese Thiere nicht mehr den Würmern, sondern vielmehr den Arthropoden und zwar unter diesen speciell den Lernaeiden zuzurechnen. Ich kann es übrigens nicht unerwähnt lassen, dass CUVIER seiner Zeit die Pentastomen (in seinem *Reg. animal* IV, p. 35, 1817) in die Nähe der Lernaeiden gestellt hatte, jedoch muss bemerkt werden, dass damals letztere auch für Würmer gehalten worden sind.

Im Institut (Nr. 754, 1848) befindet sich eine wörtliche Wiedergabe der oben erwähnten kürzeren Abhandlung VAN BENEDEN'S.

V. SIEBOLD<sup>7</sup> erwähnt die Resultate NORDMANN'S, DIESING'S und MIRAM'S betreffs der Geschlechtsorgane der Pentastomen, doch enthält er sich alles Urtheils über die Geschlechtsverhältnisse dieser Gattung, da VALENTIN<sup>8</sup> in den Organen eines scheinbar weiblichen *Pent. taenioides*, welche DIESING für die eischalenabsondernden Blindsäcke erklärte, haarförmige Spermatozoen gefunden hat.

<sup>1</sup> Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. p. 444.

<sup>2</sup> Règne animal illustré, Zoophytes. Pl. XXVIII, Fig. 1—4e. 1836—1846; Rech. zool. et anat. sur l'organisation de Vers, Ann. des sc. nat. 3. Ser. VIII. p. 96, 127—129, 1847; De l'organisation et des rapports naturels des Linguatules. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris. XXX. p. 645—647. 1850.

<sup>3</sup> Bullet. d. l'acad. roy. d. Belg. XV. p. 188—191.

<sup>4</sup> Rech. sur l'organisation et de développement des Linguatules. Mem. de l'Acad. d. Brux. 3. Ser. Zool. XI. p. 313—347.

<sup>5</sup> Trans. Zool. Soc. 1835. Vol. I. P. 4. p. 325—330.

<sup>6</sup> Nova acta Acad. C. Leop. 1835. XVII. P. 2. p. 623—645; Ann. d. Sc. Nat. XVI. p. 135—151.

<sup>7</sup> Vergl. Anat. der wirbellosen Thiere. I. p. 444. 1846.

<sup>8</sup> Repertorium, Bd. III. p. 435. 1837.

Mit den Pentastomen scheint sich HUMBOLDT nicht wieder beschäftigt zu haben; so kommt es, dass die im Jahre 1849 herausgegebene dritte Auflage der Ansichten der Natur (p. 8, 75) über die Pentastomen dieselben Angaben enthält, wie die frühere.

DIESING giebt in seinem Systema Helminthum (1850) eine Diagnose von *P. proboscideum*, sowie Synonyma, Litteraturangaben, (wo letztere zwar etwas ungenau sind) die verschiedenen Wirth und die Fundorte.

Im Jahre 1854 vertritt MEYER wiederum die Zwitternatur von *P. proboscideum*. Er nannte diese Species *Linguatula quadriuncinata* und rechnet sie mit *Echinorhynchus* und *Caryophyllaeus* zu den Rhytenhelminthi<sup>1</sup>.

Einen klaren Einblick in die gesammten Organisationsverhältnisse dieser höchst merkwürdigen parasitären Arachnoiden verdanken wir den Untersuchungen LEUCKART's, deren bedeutungsvolle Resultate derselbe in der Abhandlung »Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen« 1860 niederlegte. Ich will auf dieses Werk an dieser Stelle nicht näher eingehen, sondern es mir vorbehalten LEUCKART's Angaben mit den Resultaten meiner eigenen Beobachtungen zu vergleichen.

Eine kurze Beschreibung von *P. moniliforme* fand ich in *P. MÉGNIN's* »Les Parasites et les maladies parasitaires (1880)«. Er schließt sich an VAN BENEDEN an und rechnet die Pentastomen zu den Crustaceen. Dabei (p. 447) vereinigt er die zwei Species *P. moniliforme* und *P. proboscideum* unter dem Namen *P. moniliforme*.

BELL spricht sich gegen eine derartige Vereinigung aus, ohne jedoch die Thiere selbst eingehend untersucht zu haben<sup>2</sup>.

Im Jahre 1884 berichtet LEIDY über das Vorkommen von *P. proboscideum* im *Crotalus adamanteus* in Florida<sup>3</sup>.

Auch LUDWIG hält die Angaben MÉGNIN's beziehentlich der Vereinigung von *P. moniliforme* und *P. proboscideum* für zutreffend<sup>4</sup>.

### ***Pentastomum subcylindricum* Dies.**

Über *Pentastomum subcylindricum* existiren nur wenige Angaben.

1824 entdeckte NATTERER in Ypanema frei in der Brust und Bauchhöhle einer *Didelphys murina* L. eine Anzahl Pentastomen, welche DIESING als neue Species (*P. subcylindricum*) in seiner Monographie beschrieb und auf Taf. III, Fig. 26—30 abbildete. Irrthümlicherweise giebt er die Zahl der Ringel auf 80 an.

<sup>1</sup> FORRIEP, Tagesberichte. p. 130—131.

<sup>2</sup> Ann. and Mag. of Nat. Hist. 5. Vol. VI. p. 173—176. 1880.

<sup>3</sup> Proceedings Acad. of Nat. Sc. Phila. p. 140.

<sup>4</sup> Synopsis der Zoologie. II. p. 624

» WYMAN hat die Ähnlichkeit einer von ihm in den Lungen von *Boa constrictor* gefundenen Art (*P. clavatum*) mit *P. subcylindricum* hervorgehoben.« Da mir WYMAN'S Abhandlung<sup>1</sup> unzugänglich ist, so citire ich nach LEUCKART (l. c. p. 155).

DUJARDIN der das Thier nicht selbst gesehen hat, giebt die Diagnose DIESING'S (*Histoire nat. Helm.* p. 305).

LEUCKART hat einige der von NATTERER in Brasilien gesammelten Exemplare dieser Species näher untersucht. Die unverkennbare Ähnlichkeit in anatomischer Hinsicht, welche zwischen *P. proboscideum* und *P. subcylindricum* obwaltet, gab ihm zu der Annahme Veranlassung, dass die letztere Species das Larvenstadium der ersten bilden möge<sup>2</sup>. In einem späteren Zusatz (l. c. p. 97) berichtet er, dass er einige aus den Lungen der *Boa constrictor* stammende Pentastomen untersucht habe, welche sich von *P. subcylindricum* nicht unterscheiden ließen.

Ferner will ich noch angeben, dass MÉGNIN einige in dem Peritoneum eines Pariser Straßenhundes encystirte Pentastomen für die Larven des *P. proboscideum* hielt.

### Infektionsversuche.

Es ist LEUCKART zuerst gelungen die Lebensgeschichte der Pentastomen und zwar auf experimentellem Wege, zu erforschen. Er hat die embryonenhaltigen Eier des in der Nasenhöhle des Hundes parasitirenden *P. taenioides* an Kaninchen verfüttert. Es gelang ihm ferner die daraus sich entwickelnden Larven (*P. denticulatum*) wiederum im Hunde zum geschlechtsreifen *Pentastomum* zu erzielen. GURLT hat allerdings schon früher (1854) die Vermuthung ausgesprochen, dass das *P. denticulatum* die Jugendform von *P. taenioides* bilden möge; den Beweis dafür konnte er jedoch nicht erbringen.

Obwohl von LEUCKART die Resultate seiner Experimente schon im Jahre 1857<sup>3</sup> und im Jahre 1860<sup>4</sup> veröffentlicht worden waren, so werden dieselben in der Abhandlung COLIN'S<sup>5</sup> welche in den *Bullet. de la Société imperiale et centrale de Médecine vétérinaire*

<sup>1</sup> Boston Journal of Nat. Hist. II. p. 59. 1845.

<sup>2</sup> Bau und Entw. p. 155.

<sup>3</sup> Bullet. Acad. Roy. Belg. Ser. 2. Tom II. No. 5, l'Institut. p. 400; Bullet. 2. Ser. Tom III. No. 8, l'Institut. p. 440; Bullet. 2. Ser. Tom. III. No. 9—10; Zeitschr. für ration. Medicin. II. p. 48—60; im Jahre 1858 Zeitschr. für ration. Medicin. IV. p. 78—104.

<sup>4</sup> Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen.

<sup>5</sup> Recherches sur le pentastome ténoïde des cavités nasales du chien, et nouvelles observations sur les échanges de ce ver entre les carnassiers et les herbivores.



und zwar im Jahre 1862 erschienen ist, mit keinem Worte erwähnt. Im Großen und Ganzen stimmt die Darstellung COLIN's mit dem Befunde LEUCKART's überein.

Auch COBBOLD<sup>1</sup> stellte den Versuch an, Hunde mit *P. denticulatum* zu inficiren, indem er die vollkommen entwickelten Larven in die Nasenhöhle übertrug; es ist ihm aber nicht gelungen das *P. denticulatum* zu seiner Geschlechtsreife zu erziehen.

GERLACH<sup>2</sup> hat auf experimentellem Wege nachgewiesen, dass die an Hunde verfütterten Larven von *P. taenioides* durch die Darmwand sich hindurchbohren, in der Leibeshöhle auf und abwandern und dann in die Lungen, Bronchien und Nasenhöhlen eindringen. Ferner giebt GERLACH an, dass die Larven aktiv aus dem Zwischenwirthe auswandern können.

CHATIN<sup>3</sup> vermuthet, dass eine direkte Entwicklung ohne Wirthwechsel bei einigen Species von *Pentastomum* stattfindet und als Beweis dafür führt er an, dass *P. taenioides* bei Pferden, also eine geschlechtsreife Form bei einem nicht fleischfressenden Vertebraten, dass *P. denticulatum* eingekapselt in der Leber der Katzen, also eine Jugendform bei einem fleischfressenden Thiere gefunden worden sei. Nach verschiedenen Autoren ist *P. taenioides* auch in den Nasenhöhlen des Menschen, der Ziegen, Schafe und Rinder und *P. denticulatum* in der Leber des Menschen und des Pferdes gefunden worden. Wenn man diese Fundorte vergleicht, so könnte man allerdings geneigt sein, eine direkte Entwicklung ohne Wirthwechsel für *P. taenioides* anzunehmen. Einige dieser Vorkommnisse lassen sich jedoch auf andere Weise vielleicht besser erklären. Ich werde bei der Schilderung meiner eigenen Untersuchung auf diesen Punkt zurückkommen.

BABES<sup>4</sup> hat viele Rinder auf *P. denticulatum* in Rumänien (woselbst die betreffenden Parasiten außerordentlich häufig vorkommen sollen) untersucht und theilt hierüber Folgendes mit: »Einestheils ist die direkte Beobachtung von lebenden in Auswanderung begriffenen *Pentastomen*, sowie die häufig gefundene Einklemmung des in das Darm-lumen sehenden Kopfes, während der Weg des Parasiten in der Darmwand und im Peritoneum noch zu verfolgen ist, völlig beweisend . . . dass es sich um eine Auswanderung der Parasiten handelt.«

<sup>1</sup> *Pentastomum denticulatum*. Trans. of Linnean Soc. London. 1862. p. 354.

<sup>2</sup> 2. Jahresbericht der Thierarzneischule in Hannover. 1869.

<sup>3</sup> Notes anatomiques sur une linguatule observée chez l'Alligator lucius. Ann. des sc. nat. Zool. VI. XIV. 1882.

<sup>4</sup> Centralblatt f. Bakt. u. Parasitenkunde. V. p. 4—5. 1889.

## II. Eigene Untersuchungen.

### Experimentaluntersuchungen.

Im Januar des Jahres 1890 machte ich bei Untersuchung des Darmes einer *Boa constrictor*, welche erst kurze Zeit vorher importirt worden war, auf Helminthen, die Entdeckung, dass in dem Inhalte des Colons zahlreiche embryonenhaltige Eier eines *Pentastomum* sich vorfanden. Dieser Befund gab mir Veranlassung alle Organe einer gründlichen Durchmusterung zu unterziehen, um eventuell das Mutterthier zu ermitteln. Meine Nachforschung wurde reichlich belohnt. In der Leibeshöhle fand ich ein großes Weibchen und zwar dicht neben einem Loche in der Lunge, welches demselben offenbar als Austrittsöffnung gedient hatte. Den Lungen entnahm ich nicht weniger als 22 Exemplare und zwar 12 geschlechtsreife Männchen und 10 vollständig mit Embryonen erfüllte Weibchen. Ferner fand ich in der Luftröhre und der Nase je ein Weibchen. Außerdem wurde nachgewiesen, dass das Lungengewebe von einer Anzahl theils runder, theils mehr oder minder langgestreckter bindegewebiger Kapseln durchsetzt sei. Die kleineren derselben umschlossen 4—10 embryonenhaltige Eier, die längeren dagegen enthielten kleine *Pentastomen*.

Obwohl es von vorn herein sehr unwahrscheinlich war, dass ein nur in den Tropen Amerikas gefundener Parasit seine Entwicklung auch in einem Thiere Nord-Europas durchlaufen könne, so verfütterte ich auf den Rath meines Lehrers<sup>1</sup> einen Theil der in großer Menge vorhandenen Eier an einen jungen Hund, ein Meerschweinchen, ein Kaninchen, eine Taube und mehrere weiße Mäuse. Als ich den Hund 70 Tage, das Meerschweinchen 82 Tage, und das Kaninchen 83 Tage nach der Infektion untersuchte, fand ich, dass in allen drei Fällen die Larven auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe abgestorben waren. Der größere Theil der Kapseln, welche die völlig regungslosen und meist schon in Zersetzung übergegangenen fast mikroskopisch kleinen *Pentastomen* enthielten, waren stark mit Kalk imprägnirt. Ich vermuthe desshalb, dass keines dieser Thiere geeignet ist, den Zwischenwirth für *P. proboscideum* abzugeben. Ich möchte hier nochmals darauf hinweisen, dass MÄGNIN seiner Zeit die Vermuthung aussprach, es möge das im Perito-

<sup>1</sup> Bei dieser Gelegenheit sei es mir vergönnt, meinem verehrten Lehrer, dem Herrn Geheimrath LEUCKART, für das stete Interesse, das er meiner Arbeit widmete, für die freundliche Unterstützung mit Material, für die Benutzung seiner reichhaltigen Bibliothek, wie überhaupt für sein Wohlwollen gegen mich, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

neum eines Hundes gefundene und von ihm beschriebene Pentastomum die Larvenform von *P. proboscideum* sein. In der Taube hatten sich, wie ich von Anfang an voraus sah, die Embryonen überhaupt nicht entwickelt. Überraschend günstige Resultate dagegen lieferten die Infektionen der weißen Mäuse. 32 Tage nach der Verfütterung starb die erste Maus. Schon bei Eröffnung der Leibeshöhle fielen mir zahlreiche stecknadelkopfgroße Punkte auf, welche die Leber, Nieren, Lungen, das Peritoneum und selbst das Unterhautbindegewebe durchsetzten. Bei näherer Untersuchung erwiesen sich diese Punkte als die Lagerstätten eingekapselter Pentastomen. In der gesammten Muskulatur habe ich, im Gegensatz zu den Angaben mehrerer Autoren, niemals eine Pentastomenkapsel gefunden.

Einige der von der bindegewebigen Kapsel umschlossene Larven waren auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium stehen geblieben und abgestorben. Diesen Entwicklungszustand werde ich in den folgenden Seiten als »erstes Stadium« bezeichnen. Die meisten aber waren ungefähr so weit entwickelt wie das *P. denticulatum* nach den Angaben LEUCKART's in der achten Woche; dieses Stadium werde ich als das zweite bezeichnen. Am 45. Tage nach der Infektion sind zwei weitere Mäuse gestorben. Sie enthielten gleichfalls eine große Menge Larven, welche sammt und sonders in der Entwicklung bedeutend weiter vorgeschritten waren als die der ersten Maus (drittes Stadium). Am 3. Juni, also 48½ Wochen nach der Infektion, tödtete ich meine letzte Maus und fand darin eine Menge vollkommen ausgebildete Pentastomenlarven (viertes Stadium) und zwar theils frei in der Bauch- und Brusthöhle, theils eingekapselt in verschiedenen Organen. Sie stimmen mit der Diagnose, welche LEUCKART für *P. subcylindricum* gegeben hat, so vollkommen überein, dass ich die LEUCKART'sche Vermuthung, nämlich dass *P. subcylindricum* die Jugendform von *P. proboscideum* bilde, außer Zweifel stellen kann. Späterhin wurde ich durch die Freundlichkeit des Herrn Geheimrath LEUCKART in den Stand gesetzt, meine gezüchteten Larven mit einem *P. subcylindricum*, welches NATTERER in Brasilien der Leber von einer *Didelphys* entnommen hat, zu vergleichen, um deren Identität festzustellen. Die ersten beiden Mäuse sind in Folge einer Verblutung gestorben. Da die ganze Brusthöhle mit Blut gefüllt war, so vermuthe ich, dass die Verblutung durch Verletzung größerer Gefäße der Brusthöhle oder der Lungen seitens der wandernden Larven verursacht worden ist. Die letzte Maus litt an einer heftigen Dyspnoea und war so vollständig gelähmt, dass sie sich kaum bewegen konnte. Ich möchte bei der Gelegenheit darauf hinweisen, dass die Unbeweglichkeit des Versuchstieres ursächlich kaum mit der



direkten Lähmung des Muskelsystems zusammenhängen mochte, sondern wahrscheinlich in der unzureichenden Ernährung ihren Grund hat. An und für sich muss in Folge der zahlreichen Verletzungen, welche die wandernden und wachsenden Larven verursachen, die Thätigkeit aller dem Verdauungssysteme angehöriger Organe in hohem Maße herabgesetzt werden. Zieht man ferner in Betracht, welche beträchtliche Mengen Nährsubstanz die Larven bei ihrer Entwicklung absorbiren, so ist es nicht zu verwundern, dass reichlich inficirte Versuchsthiere einem baldigen Tode entgegengehen müssen.

Ich verfütterte einige der vollkommen ausgebildeten Larven an europäische Schlangen (Ringelnatter, *Tropidonotus natrix* und Kreuzotter, *Pelias berus*) in der Hoffnung, die Stadien zwischen den ausgebildeten Larven und den geschlechtsreifen Thieren zu züchten. Bei beiden Schlangenarten fand ich später die Larven in der Leibeshöhle wieder. In einem Falle schien es als ob selbige größer geworden seien; in allen anderen Fällen dagegen waren sie auf dem früheren Entwicklungsstadium stehen geblieben, oder zu Grunde gegangen. Es ist wohl zweifellos, dass die verschluckten Larven die Darmwand durchbohrten und so in die Leibeshöhle gelangt waren, also auf demselben Wege, den GERLACH für *P. taenioides* nachgewiesen hatte.

Frühere Forscher haben gezeigt, dass die Eier der *P. taenioides* vermittle des Nasenschleimes nach außen gelangen und auf die Pflanzen, die dem Zwischenwirth zur Nahrung dienen, übertragen werden. Auf ähnliche Weise können zweifellos auch die Eier bei *P. proboscideum* ausgestreut werden, aber sicherlich ist dies nicht der gewöhnliche Weg. Die Mehrzahl der Eier gelangen vielmehr vermittle des Lungenschleimes durch die Bronchien und die Trachea in den Darm und von hier mit dem Kothe nach außen. Ich konnte sicher darauf rechnen, dass ich bei Durchmusterung unter dem Mikroskop eines hirsekorngroßen Stückes des Mastdarmkoths mindestens 15—20 Eier antraf.

49 Tage nach der Sektion der Boa inficirte ich mit den Embryonen, welche ich sammt dem Kothe in einer feuchten Kammer aufbewahrte, weiter eine Anzahl Mäuse und erhielt ein ähnlich günstiges Resultat wie bei dem ersten Infektionsversuche. Es liegt demnach klar auf der Hand, dass die Embryonen selbst denn, wenn sie auf dem Boden verstreut werden, wochen-, ja monatelang infektionsfähig bleiben.

Über den Weg, den die Eier einschlagen müssen, um in den Zwischenwirth zu gelangen, kann nach den obigen Angaben kein Zweifel obwalten; entweder gelangen sie mit dem Nasenschleime nach außen, oder sie werden mit dem Kothe ausgestreut. Es lässt sich leicht vorstellen, dass Thiere (wie z. B. der Hase und die Maus) durch das Schnüf-

feln Eier in die Nase und von hier in den Darm, oder auch häufiger noch mit der vegetabilischen Nahrung direkt in den Darm bekommen können. In diesem Falle schlüpfen die Embryonen nach der Zerstörung der Eihäute durch die Darmsäfte aus, bohren sich dann durch die Darmwand hindurch, um sodann nach den parenchymatösen Organen zu wandern. Hier kapseln sie sich ein und wachsen zu den Larven (*P. denticulatum*, *P. subcylindricum*) heran. Nun aber bleibt noch die Frage offen: Wie gelangen die Thiere in ihren definitiven Wirth? Nach LEUCKART<sup>1</sup> wandern die Parasiten, vorausgesetzt dass sie noch nicht eingekapselt sind, falls der Pentastomumträger von einem Hunde oder sonst einem Raubthiere gefressen wird, direkt durch die Nasenlöcher (vielleicht auch die Choanen) in die Geruchshöhle ein, um hier schließlich zur Geschlechtsreife zu kommen.

Nach GERLACH durchbohren die Larven die Lungen des Zwischenwirthes und kommen durch die Luftwege nach außen, um dann in die Nase des definitiven Wirthes zu gelangen. Diese Ansicht GERLACH'S enthält nichts Neues, GURLT hat nämlich in der That einmal ein Pentastomum in der Trachea eines Kaninchens gefunden, woraus er schließen zu dürfen glaubte, dass *P. denticulatum* aktiv auswandere. Ferner hält GERLACH es für möglich, dass die Larven mit dem Fleische des Zwischenwirthes in den Magen des definitiven Trägers gelangen, hierauf die Darmwand des Wirthes durchbohren und dann durch die Leibeshöhle, Lungen und Luftwege zu der Nasenhöhle emporwandern.

CHATIN, wie oben erwähnt, schreibt einigen Species von Pentastomum eine direkte Entwicklung ohne Wirthswechsel zu.

BABES will eine direkte Auswanderung durch die Darmwände beobachtet haben, konnte aber eine Wanderung durch die Trachea nicht konstatiren.

Meiner Ansicht nach deuten die Fälle, wo Larvenformen in dem Darmlumen oder der Trachea gefunden sind, nicht nothwendigerweise auf eine aktive Auswanderung aus dem Zwischenwirth hin. Es ist schon gezeigt worden, dass die Larven in allen Eingeweiden sich eingekapseln, späterhin vielfach ihre Kapseln durchbrechen und in der Leibeshöhle auf und abwandern. Man kann sich sehr gut vorstellen, dass ein Pentastomum-Embryo in der Darmwand dicht unterhalb des Darmepithels, oder in den Lungen unmittelbar neben den Bronchien eingekapselt wird und hier sich zur Larve entwickelt. Durchbricht nun die ausgebildete Larve ihre Cyste, so gelangt sie in das Darmlumen, resp. in die Bronchien (cf. die Fälle, wo *Echinococcus*blasen sich durch die Bronchien oder den Darm entleert haben. LEUCKART, Parasiten des Men-

<sup>1</sup> Die Parasiten des Menschen. I. p. 407.

schen I, p. 848 u. folg.). In beiden Fällen konnte es geschehen, dass die Larven bis zur Nase hinaufwandern, um dort ihre weitere Entwicklung zu durchlaufen (vgl. die allerdings seltenen Fälle, wo geschlechtsreife Pentastomen bei herbivoren Thieren gefunden worden sind). Wenn gleichich die Möglichkeit einer solchen direkten Entwicklung nicht hinwegleugnen möchte, glaube ich doch keineswegs, dass sie häufig vorkommt. Nimmt man an, dass ein Männchen und Weibchen glücklich die Trachea passirt haben und in die Nasenhöhle gelangt sind, so würden nach erfolgter Befruchtung ganz enorme Mengen von Embryonen in den Darmkanal gelangen. Da nun die Embryonen die Darmwand durchbohren und in den verschiedenen Organen zu verhältnismäßig sehr großen Larven sich entwickeln, so würde eine derartige Masseninfektion wohl stets den Tod des betreffenden Wirthes zur Folge haben.

Ferner können aber die in den Lungen oder der Darmwand eingekapselten Larven nach Sprengung der Kapseln nach außen gelangen und dann durch das Schnüffeln oder mit der Nahrung aufgenommen werden. Es liegt aber klar auf der Hand, dass eine derartige Infektion lediglich vom Zufall abhängig ist. Dass die willkürliche Auswanderung im Sinne GERLACH's nicht der gewöhnliche Weg der Entwicklung ist, geht schon zur Genüge aus den Experimenten LEUCKART's hervor. LEUCKART hat nämlich in die Leibeshöhle einiger Kaninchen, eines Schafes und eines Hundes, eine große Menge lebender Larven von *P. taenioides* gebracht, aber niemals beobachtet, dass selbige in den Darm einwanderten. Vielmehr fand er nach Tödtung der Träger, dass die Larven wiederum eingekapselt und zu Grunde gegangen waren.

Ich stimme also LEUCKART vollständig bei, indem auch ich fest überzeugt bin, dass die Larven der Pentastomen gewöhnlich vermittels des Fleisches ihres Zwischenwirthes in den Mund ihres definitiven Trägers gelangen. Sind die Larven nicht eingekapselt, so ist es denkbar, dass sie aus dem Maule direkt zur Nasenhöhle hinaufwandern. In diesem Falle muss natürlicherweise vorausgesetzt werden, dass der Zwischenwirth durch die Zähne des definitiven Wirthes zerrissen, die Pentastomen aus dem sie umhüllenden Gewebe befreit werden. Selbstverständlich kann dies bei *Pent. proboscideum*, dessen definitiver Wirth verschiedene Schlangen bilden, die ihre Beute in toto verschlucken, nicht der Fall sein.

Sind dagegen die Larven eingekapselt, so gelangen sie sammt ihrem Träger in den Darm und werden hier durch die Verdauung der sie umgebenden Fleischmassen frei. GERLACH hat für *P. taenioides* durch Experimente festgestellt, dass die im Darmkanal frei gewordenen Larven die Darmwand durchbohren und von hier aus in die Lungen und Luft-



wege gelangen. Meine Experimente mit *P. proboscideum* stimmen mit GERLACH'S Angaben überein. Ich kann überdies hinzufügen, dass ich bei allen den von mir inficirten Schlangen die Larven in der Leibeshöhle mit nach den Lungen gerichtetem Kopfe fand. Eben so war der Kopf des *Pent. proboscideum*, welchen ich in der Trachea der Boa fand, nach der Mundhöhle gerichtet. Es war also das *Pentastomum* vermuthlich im Begriff von den Lungen nach der Nasenhöhle zu wandern.

Durch die Wanderung nun, welche die Larven vom Darne aus durch die Leibeshöhle, durch die Lungen zu den Luftwegen unternehmen, werden zwei bis heute räthselhafte Erscheinungen ihre Erklärung finden. Die eingekapselten Larven, welche in dem Lungengewebe der Boa und zu wiederholten Malen in der Leber fleischfressender Thiere gefunden worden sind, haben sich nicht etwa in den betreffenden Wirthen aus eingewanderten Embryonen entwickelt, sondern sind als fertige Larven in die Darmwand eingedrungen; aber noch ehe sie ihren definitiven Bestimmungsort erreichen konnten, gestorben und alsdann wie jeder Fremdkörper mit einer bindegewebigen Cyste umgeben worden. Zum Beweise, dass in der That die Embryonen sich in diesen Thieren nicht entwickeln können, möchte ich Folgendes anführen: Der Hund, welcher seine Speise beschnüffelt, und sie dabei mit den Embryonen der in der Nase befindlichen *Pentastomen* inficirt, müsste, wenn die Embryonen in seinen Geweben sich entwickeln könnten, in kurzer Zeit vollständig mit den Larven durchsetzt sein und zu Grunde gehen, was durchaus nicht der Fall ist.

### Synonyma.

Die Species *Pentastomum proboscideum* hat in verschiedenen Zeiten sehr mannigfache Namen geführt: *Echinorhynchus crotali* (HUMB.), *Distoma crotali* (HUMB.), *Porocephalus crotali* (HUMB.), *Polystoma proboscideum* (RUD.), *Linguatula proboscidea* (v. BEN.), *Pentastomum proboscideum* (RUD., HUMB., BREMSER, DIES., DUJ., BLANCH., R. LEUCKART, BAIRD, HOYLE, LOHRMANN und viele Andere), *Linguatula quadriuncinata* (MEYER), *Pentastomum moniliforme en partie* (MÉGNIN, LUDWIG), *Pentastomum imperatoris* (MACALISTER), *Pentastomum subcylindricum* (DIES., DUJ., LEUCK.).

Über den Genusnamen lässt sich Folgendes sagen:

Der Name *Linguatula* wurde im Jahre 1789 von FRÖHLICH den Zungenwürmern aus der Leibeshöhle des Kaninchens beigelegt.

Einige Jahre nachher (1812 und 1819) hat RUDOLPHI zum ersten Male den Genusnamen *Pentastomum* gebraucht.

Ferner findet man die *Pentastomen* in verschiedenen Schriften unter den Namen: *Taenia spec.* (CHABERT), *Porocephalus* (HUMB., LINNÉ),

*Tetragulus* (Bosc, LINNÉ), *Echinorhynchus* (HUMB.), *Halyseris* (ZED.), *Prionoderma* (RUD.), *Polystomum* (RUD.), *Nematoideum* spec. (DIES.).

R. LEUCKART hat das Genus *Pentastomum* in zwei Subgenera geteilt: 1) *Linguatula* (mit den drei Species *L. taenioides*, *L. recurvatum* und *L. subtriquetrum*): corpus depressum, dorso elevatum, marginibus crenatum. Cavitas corporis in latera annulorum porrecta, pectinata; und 2) *Pentastomum* s. st. (*P. polyzonum*, *P. multicinctum*, *P. subuliferum*, *P. moniliforme*, *P. constrictum*, *P. proboscideum*, *P. subcylindricum* etc.): Corpus teretiusculum. Cavitas corporis continua<sup>1</sup>.

HOYLE will diese Subgenera LEUCKART's zur Genera erheben: *Linguatula* (FRÖHLICH): Body flattened; body cavity sending out lateral processes into the annuli, hook-gland diffuse; opening of oesophagus into the extremity of the intestine; testis double, vesicula seminalis single. 2) *Pentastomum* (RUDOLPHI). Body cylindrical; body cavity even, without lateral prolongations; a hook-gland on either side of the intestine; testis unpaired; vesicula seminalis single(?)<sup>2</sup>.

LOHRMANN<sup>3</sup> hat dieser Diagnose gegenüber hervorgehoben, dass der Ösophagus bei *P. taenioides* nicht endständig in den Darm einmünde, sondern eine kurze Strecke vom Vorderende entfernt. Ferner weist er nach, dass auch die Unterschiede zwischen den Hakendrüsen von *Linguatula* und *Pentastomum* nicht stichhaltig sind.

Hierdurch fallen zwei der von HOYLE hervorgehobenen Unterscheidungsmerkmale hinweg.

Ob zweitens der Hoden bei allen *Pentastomen* s. str. einfach ist, können wir mit Gewissheit nicht sagen, da die bei Weitem größere Mehrzahl auf diese Punkte hin nicht untersucht wurde. Es bleiben also nur die Unterscheidungsmerkmale zwischen *Linguatula* und *Pentastomum*, die LEUCKART in seiner Monographie anführt.

Was nun weiter die Form der Leibeshöhle angeht, so hat schon LOHRMANN darauf hingewiesen, dass die des *P. taenioides* mit ihren Seitenkammern nicht so scharf jener der runden Form gegenüber gestellt werden könne.

Ich werde mich deshalb an LEUCKART und LOHRMANN anschließen und *Linguatula* und *Pentastomum* s. str. nur als Subgenera betrachten.

Obwohl der Priorität wegen diese Gattung eigentlich den Namen *Linguatula* führen sollte, so erachte ich es doch für besser, den Namen *Pentastomum* beizubehalten, weil selbiger in der Mehrzahl der Schriften gebraucht wird.

Das Gleiche gilt auch für den Speciesnamen *Pentastomum proboscideum*.

<sup>1</sup> Bau etc. p. 452.

<sup>2</sup> Trans. Roy. Soc. Edinb. 1883. p. 489.

<sup>3</sup> Untersuchungen über anat. Bau von *Pentastomum*. p. 49.

scideum, an Stelle dessen der Speciesname »crotali« ursprünglich gebraucht wurde.

### Wirthe.

Im Folgenden habe ich die Wirthe für unsere Species zusammengestellt.

#### Geschlechtsreifes Thier (P. proboscideum).

*Urocrotalon catesbyanum*, Lungen, Centralamerika (HUMBOLDT).

*Bothrops jararaca*, Lungen und Leibeshöhle, Ypanema, December (NATTERER).

*Crotalus horridus*, Lungen und Leibeshöhle, Cuyaba (HUMB.).

Matto Grosso, Juli (NATT.).

*Crotalus adamanteus*, Lungen, Florida SPANG, LEIDY.

*Eunectes scytale*, Lungen, Rio Araguay (NATT.).

*Ophis Merremii*, Luftröhre (NATT.).

*Spilotes pullatus*, Lungen, Ypanema, September (NATT.).

*Podinema teguixin*, Bauchhöhle (NATT.).

<sup>1</sup> *Boa constrictor*, Lungen, Cuyaba, December (NATT.).

Lungen, Antwerpen (importirt) (VAN BENEDEN).

Lungen, Leibeshöhle, Trachea, Nasenhöhle, Leipzig, Januar (importirt) (STILES).

*Lachesis rhombeata*, Lungen (MEYER).

#### Ausgebildete Larve (P. subcylindricum).

*Midas chrysopygus*, Leber und Lungen, Ypanema, März.

*Didelphys murina*, frei in Brust und Bauchhöhle, Ypanema, Oktober.

*Didelphys philander*, Leber und auf Darm.

*Procyon cancrivorus*, Cuyaba, August.

*Dasyus niger*, Ypanema, November.

*Mus pyrrhorhinus*, Ypanema, Juni.

*Mus fuliginosus*, Ypanema, April.

*Phyllostoma discolor*, Cuyaba, Januar.

(Alle von NATTERER.)

*Mus domesticus*. In allen parenchymatösen Organen, sowie in dem Unterhautbindegewebe eingekapselt und frei in der Leibeshöhle (inficirt), Leipzig, Juni (STILES).

### Dauer des Entwicklungszyklus.

Das geschlechtsreife Pent. proboscideum ist bis jetzt in den Monaten Juli bis Januar, die Larvenform Pent. subcylindricum von Januar

<sup>1</sup> Nachträgl. Notiz: Ferner auch *Boa brachyura*, Italien (importirt) (RICHIARDI) und *Boa imperator*, Island (importirt) (MACALISTER). Siehe Nachtrag.



bis November gefunden worden. Es scheint mir etwas zweifelhaft ob man darauf hin berechtigt ist, eine bestimmte Jahreszeit für die Entwicklungsvorgänge von *Pent. proboscideum* zu behaupten. Merkwürdig aber ist es, dass die geschlechtsreife Form im Frühling vermisst ist und dass die Larven besonders zu dieser Jahreszeit gefunden wurden. Sollen spätere Befunde mit den jetzt bekannten übereinstimmen, so wird man den Schluss ziehen können, dass der Entwicklungszyklus unseres Thieres innerhalb eines Jahres abläuft und dass die Larven sich besonders im Frühling entwickeln, im Sommer ihren Wirth wechseln und im Herbst und Winter zur Geschlechtsreife gelangen. Die wenigen Fälle wo man die Larven im Spätherbste und Winter angetroffen hat, ließen sich folgenderweise leicht erklären: Die Embryonen bleiben sehr lange Zeit infektionsfähig (wie dies schon oben erwähnt wurde, habe ich 49 Tage nach dem Tode der *Boa constrictor* erfolgreiche Infektionsversuche mit den Embryonen von *P. prob.* angestellt); zu ihrer Entwicklung brauchen die Larven vier bis sechs Monate, zieht man ferner in Betracht, dass Larven in der Leibeshöhle, wie LEUCKART dies für *P. denticulatum* durch Einführung in die Leibeshöhle von Kaninchen nachgewiesen hat, längere Zeit (bis zwei bis drei Monate) am Leben bleiben, so wird es wohl nicht wunderbar erscheinen, dass ausnahmsweise auch im Spätherbste und Winter lebende Larven angetroffen werden. Die oben angegebenen hypothetischen Entwicklungszeiten enthalten vielleicht dadurch eine Stütze, dass in den zwei Fällen, wo die Larven im Oktober und November gefunden wurden, dieselben frei in der Leibeshöhle gefunden wurden — also vollkommen ausgebildete Larven waren.

### Geographische Verbreitung.

Bis jetzt ist das Thier in Südamerika, in Brasilien (Cuyaba, Matto Grosso) von NATTERER, und in Venezuela (Cumana) von v. HUMBOLDT, sowie in Nordamerika (Florida) von SPANG gefunden worden.

Die nachfolgende Darstellung soll zunächst mit dem Baue, des im Endtheile des Uterus befindlichen Embryo beginnen. Sodann soll die Beschreibung der äußeren Form, der Cuticula und Hypodermis, des Verdauungsapparates, der Absonderungssysteme, der Geschlechtsorgane, des Muskelapparates, des Nervensystems, der Sinnesorgane und des Bindegewebes folgen. Bei der Darstellung werde ich stets von der ausgebildeten Larve ausgehen, weil hier sämtliche Organe in ihrer typischen Entwicklung vorhanden, jene späten Umlagerungen durch die übermäßige Ausbildung der Geschlechtsorgane aber noch nicht eingetreten sind.

### III. Anatomischer Theil.

#### a. Der Embryo.

P. J. VAN BENEDEN war der Erste, welcher die Embryonen von *Pentastomum*, und zwar von *Pent. proboscideum* gesehen und eingehend untersucht hat<sup>1</sup>. Auf Grund ihres Baues trennte er die *Pentastomen* von den Würmern, zu denen sie bis dahin gerechnet worden waren und stellte sie unter die *Lernaeiden*. Er behauptet, dass die Eier in den Geschlechtswegen des Mutterthieres nur einen Theil ihrer Entwicklung durchlaufen, den anderen aber erst nachdem sie den Uterus verlassen. Die Embryonen, die er abbildete, fand er in den Lungen einer Boa.

SCHUBAERT<sup>2</sup> hat sich überzeugt, dass die im Endtheile des Uterus von *Pent. taenioides* befindlichen Eier Embryonen enthielten.

LEUCKART<sup>3</sup> hat die Embryonen von mehreren Arten eingehend untersucht — *P. taenioides*, *proboscideum*, *multicinctum*, *oxycephalum* und *subcylindricum*. Die Ergebnisse LEUCKART's sind im Folgenden eingehend dargestellt.

JACQUART<sup>4</sup> bildet die Embryonen eines *Pentastomums* ab. Ein Anus soll vorhanden sein und die Drüsenstigmen sollen »les conduites de l'appareil auditif« vorstellen.

MÉGNIN (Les Parasites etc.) hat einige Embryonen eines *Pentastomums* gesehen. Er giebt zwei Abbildungen, welche er als die von *P. moniliforme* et *proboscideum* bezeichnet. Sie entsprechen aber durchaus nicht *P. proboscideum*; ob sie *P. moniliforme* zugehören, vermag ich nicht zu entscheiden.

Meine eigenen Untersuchungen geben Anlass zu folgenden Mittheilungen. Wie bereits oben gesagt beginnen meine Untersuchungen mit den Embryonen, welche den im Endtheile des Uterus liegenden Eiern angehören.

Die Embryonen von *P. proboscideum* liegen innerhalb dreier Schalenhüllen (Fig. 4). Die äußere Schale ist dünn, plastisch und glashell, hier und da mit einigen kleinen Punkten versehen. Die mittlere Schale ist etwas dicker, sehr spröde aber immerhin recht widerstandsfähig. Sie ist gelb bis braun gefärbt. Zwischen diesen zwei Schalen befindet sich eine helle Flüssigkeit, die man durch Dialyse leicht zum Austreten durch die äußere Schale bringen kann. Die innere Schale, welche die sog. *Facette* (Fig. 7 F) trägt, liegt dem Embryo ganz dicht auf.

<sup>1</sup> Trans. zool. Soc. d. Brux. 1835. Vol. I.

<sup>2</sup> Diese Zeitschr. 1852. Bd. IV. p. 117.

<sup>3</sup> Bau und Entw. d. *Pentastomum*. p. 110—119.

<sup>4</sup> Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. 1866. Taf. XI, Fig. 3 und 4.

Zwischen den mittleren und äußeren Schalen findet man eine eiweißartige Substanz, welche sehr rasch aufquillt, sobald sie nach Zersprengung der zweiten Schale mit Wasser in Berührung kommt. Der plumpe vierbeinige Embryo liegt mit nach der Bauchseite umgeschlagenem Schwanz innerhalb der dritten Schale, mit welcher er durch das Rückenorgan (Facette) in Verbindung steht. Durch seine drei Eihäute ist er außerordentlich gut gegen äußere Eingriffe geschützt. Von besonderer Bedeutung sind hierfür die äußere und mittlere Eihülle, und die zwischen diesen beiden Schalen eingeschlossene Flüssigkeit. Denn wird z. B. durch einen Stoß oder dergleichen plötzlich ein heftiger Druck auf das Ei ausgeübt, so findet dieser Druck eben so schnell eine seine gefahrbringende Wirkung abschwächende Vertheilung in jener Flüssigkeit, welche Dank der Elasticität der äußeren Eihülle geeignet ist, als ein Druckpolster zu fungiren. Der Stoß selbst gelangt über eine große Fläche vertheilt auf die mittlere Eischale, deren Widerstandsfähigkeit seinen Einfluss vollends bricht. Der Embryo also kann durch einen solchen Stoß gar nicht in Mitleidenschaft gezogen werden. Man muss auf das Deckgläschen ziemlich stark drücken, um die drei Schalen zu zersprengen; will man dabei auch den Embryo unverseht erhalten, so muss man besondere Vorsicht in Anwendung bringen.

Der Embryo (Fig. 2) ist länglich oval, 0,095 mm lang, 0,068 mm breit (der Embryo von *P. taenioides* ist nach LEUCKART 0,075 : 0,05 mm). Der Mund (*M*) befindet sich bauchständig etwa auf der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Körperdrittel; am vorderen Körperpole liegt der Bohraparat, seitlich und abwärts gerichtet liegen die vier krallenbewaffneten Beine; auf dem Rücken jenes noch fragliche Gebilde, das Rückenorgan (*R*); vor demselben zwei Drüsenstigmata (*DS*); am hinteren Polende ein kurzer keilförmig ausgeschnittener Schwanz.

Der Embryo ist umgeben von einer dünnen Cuticula, welche an mehreren Stellen des Körpers besondere Gebilde, nämlich Ringe, Stacheln, Haken und Härchen trägt. Vorn auf der Bauchseite sieht man den Mund, umgeben von einem hufeisenförmigen Stützgebilde (Fig. 3); die Schenkel des Hufeisens laufen nach vorn und etwas nach außen. Die die Schenkel verbindende Kappe des Hufeisens ist konkav und in den Körper eingesenkt.

Vor dem Munde liegt auf der Bauchseite ein Bohraparat, welcher aus fünf Stücken besteht, einem mittleren unpaaren Stachel und zwei seitlichen Paaren Y-förmigen Nebenstacheln. Der mittlere unpaare Stachel (Fig. 4) ist 0,017 mm lang. Er hat im Allgemeinen die Form einer breiten Speerspitze, ist aber mit einer doppelten Krümmung versehen. Er ist nämlich sowohl zur Rinne umgebogen, als auch



seiner Länge nach säbelartig nach oben gekrümmt (Fig. 5). Von der Basis bis ungefähr seiner Längsmittle ist er mit dem Körper des Embryo fest verbunden. Die Seitenstacheln sind Y-förmig (Fig. 2), und zu je zwei hinter einander so angebracht, dass der unpaare Schenkel des vorderen Y-Stachels in die Winkelöffnung des hinteren eintritt. Die Y-Stacheln sind im Allgemeinen mit dem Körper fest verbunden; nur die ganz scharfen Spitzen der paarigen Schenkel des hinteren Stachels sind sehr deutlich vom Körper abgehoben. Die des vorderen Y-Stachels gehen allmählich in die Cuticula des Körpers über. Die vorderen Y-Stacheln scheinen nicht immer vorhanden zu sein; einige Zeit glaubte ich, dass sie nur Runzeln in der Cuticula seien, welche von den paarigen Schenkeln der hinteren Y-Stacheln herrühren, doch habe ich mich überzeugt, dass dies nicht der Fall ist, sondern dass die vorderen Stacheln als solche existiren.

Lateral von den hinteren Y-Stacheln steht an jeder Seite eine kleine papillenförmige Erhebung — wahrscheinlich eine Tastpapille darstellend.

LEUCKART hat im Jahre 1860 den Bohraparat in folgender Weise beschrieben: »Über die Beziehungen dieser Gebilde zu der Mundöffnung bin ich bei *P. taenioides* nicht ganz klar geworden; bei den übrigen Arten habe ich mich aber mit Bestimmtheit davon überzeugt, dass der mittlere Stachel, der hier eine etwas beträchtlichere Größe besitzt (0,009 mm), der Bauchfläche angehört und unterhalb der Mundöffnung gelegen ist, während die hier in zwei- und selbst dreifacher Anzahl vorkommenden paarigen Spitzen zu den Seiten der Mundöffnung stehen. Ich trage nach diesen Beobachtungen kein Bedenken, die betreffenden Chitingebilde als Mundtheile in Anspruch zu nehmen, und namentlich den mittleren Stachel als ein der sog. Unterlippe (Maxillarlade) der Milben analoges Gebilde zu bezeichnen. Die zunächst anliegenden seitlichen Spitzen, die nach hinten eine stiel-förmige Verlängerung zeigen und sich damit an die Wurzel der Unterlippe anlehnen, dürften vielleicht als Maxillartaster, die übrigen Spitzen als rudimentäre Kiefer betrachtet werden.«

Dieser Ansicht meines hochverehrten Lehrers kann ich mich trotz aller sonstigen Übereinstimmung der Befunde nicht anschließen, weil ich den ganzen Apparat nicht unten, resp. seitlich der Mundöffnung, sondern vor derselben an der Körperspitze sehe. Ich betrachte deshalb diesen Apparat nicht als ein Rudiment von Mundtheilen, sondern als eine embryonale Bildung *sui generis*.

Nach VAN BENEDEN besitzt das Bein von *P. proboscideum* »un premier article basilaire, puis un second, mobile sur le précédent et au

bout de celui-ci un crochet solide« (l. c. p. 333). LEUCKART beschreibt diese Gliedmaßen als »kurze kegelförmige Zapfen, die ohne Gliederung und ohne deutliche Grenzen aus der Körpermasse hervortreten«. Nach ihm soll ferner das Ende des Fußhöckers mit einem Chitinringe versehen sein, in welchem zwei Krallen sich selbständig bewegen. Eine zweizinkige Chitingabel, »welche sehr stark an die Epimeren der Milben erinnert«, soll den Ring unterstützen und bei der Bewegung der Fußhöcker dienen. MÉGNIN schließt sich betreffs dieses Apparates an LEUCKART an.

Nach meinen Untersuchungen heben sich die Beine schärfer von dem Körper ab, als LEUCKART das abgebildet hat (er hat bekanntlich keine Bewegungen der Embryonen gesehen); der Chitinring der Füße steht mit den zwei Krallen in Verbindung, ist aber von der Gabel, welche dreizinkig ist, vollkommen getrennt; der Ring scheint sehr elastisch zu sein, denn die Krallen sind zusammen oder jede für sich beweglich.

Die Gabel ist, wie schon gesagt, dreizinkig; der Schaft liegt körperwärts, während die drei Zinken den Ring umfassen. Zwei dieser Zinken sind gleich lang unter sich, aber kürzer als die dritte. Wenn das Thier seine Krallen ausgestreckt und in das Gewebe des Wirthes eingesenkt hat, dann nehmen die Fußgebilde eine Stellung ein, wie sie in Fig. 9 wiedergegeben ist. Hat hingegen das Thier seine Krallen aus dem Gewebe des Wirthes entfernt, und dieselben zurückgezogen, so liegt der Ring den beiden gleich langen kürzeren Zinken auf, während die einander genäherten Krallen der dritten längeren Zinke ungefähr parallel gerichtet sind (Fig. 10). Bei dem Zurückziehen der Krallen wird am Fußende eine Tasche gebildet, welche Ring und Krallen aufnimmt; diese Tasche senkt sich in dem Raume zwischen den drei Zinken der Gabel ein; somit fungiren diese Zinken auch als Stütze der Krallentasche.

Nach der obigen Beschreibung wird die Ähnlichkeit des Stützapparates mit den bis jetzt beschriebenen Epimeren der Milben etwas getrübt. Man sieht ferner, dass eine Zweigliedrigkeit des Beines im Sinne VAN BENEDEN's nicht existirt; LEUCKART nannte die Beine eingliedrig. Ich möchte sie als zweigliedrig ansehen, indem ich den Basaltheil mit dem Stützapparate als das erste, und die Krallen mit dem Ringe als das zweite Glied betrachte.

Der Schwanz ist in Größe und Gestalt sehr variabel (Fig. 11 und 12). Er stellt im Allgemeinen eine schmale nach hinten gegabelte Chitinplatte dar, deren hinterer Rand einige, nach hinten gerichtete Härchen tragen kann, aber nicht muss. LEUCKART beschreibt den Schwanz von *P. taenioides* als die direkte Fortsetzung des Körpers.

Mir schien der Schwanz von *P. proboscideum* ventral etwas vor dem Körperende zu entspringen. Doch wäre es nicht undenkbar, dass diese Lage nur durch Bewegungen des Körpers bedingt war, ähnlich wie die weiter unten zu schildernde dorsale Lage des Stachelapparates.

An lebenden Embryonen habe ich den Modus der Ortsbewegung sehr schön beobachten können. Das ruhende Thier zeigt seinen Bohrapparat auf der Bauchseite, die Stacheln nach vorn gerichtet. Die vier Beine stehen ungefähr senkrecht vom Körper ab. Will nun der Embryo sich bewegen, so hakt er die Krallen des hinteren Beinpaares in das Gewebe des Wirthes ein, stemmt den sehr beweglichen Schwanz ebenfalls dagegen, und streckt nun, auf Schwanz und Hinterbeine gestützt, seinen Körper möglichst lang nach vorn aus. Hierbei wird der unpaare Stachel des Bohrapparates Weg bahndend vorangeschoben, während die Y-Stacheln eine eigenthümliche, die Wirksamkeit des unpaaren Stachels unterstützende Bewegung ausführen. Durch die Streckung des Körpers nämlich werden die Y-Stacheln, natürlich sammt der Cuticula, welcher sie aufsitzen, vom Bauche nach dem Rücken um das vordere Körperende herum bewegt. Inzwischen haben auch die Beine des vorderen Paares nach vorn ausgegriffen und ihre Krallen in das Gewebe des Wirthes eingesenkt. Nun lassen die hinteren Beine und der Schwanz die Unterlage fahren, während der Körper sich kontrahirt. Sowie die Kontraktion ihr höchstes Maß erreicht hat, senken Schwanz und Krallen der Hinterfüße sich wieder in das Wirthsgewebe ein, die Vorderfüße heben sich von der Unterlage, der Körper streckt sich von Neuem; wieder arbeitet der Bohrapparat, wieder krallen sich die Vorderfüße ein etc. In den Fig. 11 und 12 habe ich zwei Stadien dieser Bewegung dargestellt. Fig. 12, wo die Hinterfüße und der Schwanz die Stützpunkte für den langgestreckten Körper abgeben, dessen Vorderfüße sich eben festkrallen; Fig. 11, das Stadium der stärksten Kontraktion, in welchem die beiden Vorderfüße die Stützpunkte für den nachgezogenen Körper abgegeben haben, Hinterfüße und Schwanz sich einzustemmen und die Vorderfüße von der Unterlage sich abzuheben im Begriffe sind. In dieser Stellung sind sämtliche Theile des Bohrapparates wieder auf der Bauchseite angelangt; in der Stellung Fig. 12, also bei langgestrecktem Körper, dienen die jetzt schwanzwärts gerichteten Spitzen der Y-Stacheln als Hilfsmittel der Bewegung, da sie sich in das Gewebe des Wirthes wie Widerhaken einsenken.

LEUCKART hat die Drüsen-Stigmata der Embryonen von *P. taenioides* gezeichnet. In seiner Abbildung des Embryo von *P. proboscideum* fehlen sie, und im Texte betont LEUCKART ihr Fehlen. In seinen



Handzeichnungen jedoch, deren Einsicht er mir gewährte, sind die Stigmata gegeben. Ich fand, dass die Stigmata des lebenden Thieres ungefähr über dem ersten Beinpaare erschienen, deren äußerer Durchmesser ca. 0,003 mm, deren innerer ca. 0,003 mm betrug (Fig. 7).

SCHUBAERT ist es gewesen, welcher das Rückenorgan und zwar bei *P. taenioides* zuerst gesehen hat. LEUCKART beschreibt das Rückenorgan von *P. taenioides* als ein Rückenkreuz, das man bei näherer Untersuchung als ein napfartiges Grübchen erkennt. Er hat es auch in etwas abweichender Gestalt bei anderen Species gefunden und darauf aufmerksam gemacht, dass dasselbe nach Lage und Entwicklung der sog. Mikropyle der Arthrostraca entspreche. MÉGNIN bildet das Rückenorgan von *P. moniliforme* ab und fragt: »Est-ce l'anus ou un stigmate impaire?«

Das Rückenorgan von *P. proboscideum* erscheint als eine doppelte Grube. Die eine Grube ist kleiner als die andere, und von dieser durch eine sehr dünne nicht ganz durchgehende Wand unvollständig geschieden. So geben diese beiden Gruben zusammen ungefähr das Bild einer flach gelegten, noch in ihrem Näpfchen sitzenden Eichelfrucht (Fig. 6 und 7). Die Gruben des Rückenorgans sind ausgefüllt von jener sackförmigen Einstülpung der inneren Eihülle, welche als Facette bekannt ist (Fig. 13). Die äußere Öffnung der Facette ist ungefähr so groß, wie ein Drüsenstigma. Sehr oft wird, wie LEUCKART schon erkannte, der Facettensack von dem Rückenorgane zu einer Zeit losgelöst, wo noch der Embryo sich in den Eischalen befindet.

Die physiologische Bedeutung dieser Einrichtung ist noch ein Räthsel, aber »l'anus ou stigmate impaire« ist sie nicht.

LEUCKART hat die Entwicklung von dem Rückenorgane und der Facette der Eischale bei *P. taenioides* verfolgt und gezeigt, dass die zwei Gebilde ursprünglich in einer gemeinsamen Verdickung ihre Entstehung nehmen und erst später von einander getrennt werden. Die facettenträgende Eihülle entsteht erst während der Embryonalentwicklung und weist sich genetisch als eine frühe sich ablösende Embryonalhaut dar. Die Entwicklung des Organs bei *P. proboscideum* habe ich leider nicht verfolgen können. Doch habe ich an scheinbar unentwickelten Eiern eine kanalartige nach innen offene Einsenkung von ungefähr dem Durchmesser des Rückenorgans gefunden. Diese Wahrnehmung ist jedoch an konservirtem Material gemacht worden, wesshalb ich mich jeder Schlussfolgerung enthalte.

Der Embryo im Ei zeigt eine scheinbare Segmentirung. Dieser Eindruck wird hervorgerufen durch Falten, welche in der Cuticula verlaufen, und diese Falten haben wiederum ihre Ursache in der

bauchwärts gekrümmten Lage, welche der Embryo im Ei einnimmt. Hat der Embryo die Eihülle verlassen und sich gestreckt, so zeigt er übrigens oftmals diese Falten auch noch. Dieselben verlaufen quer über den Körper, die eine direkt hinter dem ersten Beinpaare, eine zweite unmittelbar vor dem zweiten Beinpaare, und zwischen diesen beiden Falten eine dritte in der Mitte des Körpers vor dem Rückenorgane. Von einer Segmentirung auf Grund dieser Falten zu reden, scheint mir nicht angebracht, denn danach müssten auf ein extremitätentragendes Segment zwei extremitätenlose Segmente folgen, ehe wieder ein Segment mit Extremitäten erschiene (Fig. 11), was doch kaum annehmbar ist.

Bis jetzt hat kein Forscher an Embryonen eines *Pentastomum* innere Organe mit Sicherheit nachgewiesen. LEUCKART (l. c. p. 116) erwähnt »eine strangartige Anhäufung größerer, zum Theil fettartig glänzender Körner in der Körperachse, wo wir den Darm zu vermuthen haben«.

Die Embryonen von *P. proboscideum* haben mir, sowohl lebend als auf Schnittpräparaten, Folgendes gezeigt.

Vom Munde steigt ein enger Ösophagus zu einem blind endigenden Magendarme empor (Fig. 2). Die Gestalt des Magendarmes ist sehr veränderlich, das eine Mal stellt er einen einfachen Sack, das andere Mal ein langes, enges, am Ende blasenförmig angeschwollenes, direkt nach hinten ziehendes Rohr dar. Sowohl Ösophagus als Magendarm sind aufgebaut aus lauter winzig kleinen Zellen, deren Grenzen völlig verwischt sind, während die kleinen Kerne außerordentlich deutlich hervortreten.

Dicht unter der Stelle, wo der Ösophagus in den Magendarm übergeht, sieht man auf Schnittpräparaten zwei kleine, nicht scharf von einander abgegrenzte Anhäufungen kleiner Zellen. Auch hier sind wieder nur die Kerne unzweifelhaft erkennbar. Diese kleine Anhäufung von Zellen ist, wie es sich später zeigen wird, nichts als die Anlage des Nervensystems (Fig. 2 und 8).

Dicht unter der Cuticula liegt eine einfache Lage kleiner Epithelzellen — die Hypodermis. Die Hypodermiszellen sind scharf gegen einander abgegrenzt. Zwischen Leibeswand und Darm ist eine Leibeshöhle sehr deutlich zu unterscheiden. Direkt unter der vorderen Körperspitze liegt eine zapfenartige Masse, welche den basalen, in den Körper eingesenkten Theil des unpaaren Bohrstachels umschließt. Das weist unzweifelhaft darauf hin, dass diese Gewebebildung in irgend welcher Beziehung zur Funktion des Bohrstachels steht. Welcher Art aber diese Beziehung ist, vermag ich nicht anzugeben. Es würde dies nur dann möglich sein, wenn jenes Gebilde eine Struktur erkennen

ließe. Das ist aber nicht der Fall. So muss ich dahingestellt sein lassen, ob jenes Gebilde einen Muskelapparat oder nur ein bloßes Polster darstellt, welches für die Funktion des Bohrapparates von Bedeutung ist. Ich meine das so: Durch die früher geschilderte Streckung des Embryo in der Bewegung wird ja der Bohrapparat auf rein mechanische Weise nach vorn geschoben, der unpaare Stachel dabei in das Wirthsgewebe eingedrückt. Es wäre wohl denkbar, dass jenes Gebilde besonders dazu bestimmt sei, eine sichere Führung des Stachels zu ermöglichen, den Rückstoß, welchen das Eindringen des Stachels in das Wirthsgewebe ja mit sich bringen muss, abzuschwächen oder aufzuheben etc.

Eine große Anzahl großer, körnchenreicher, kernhaltiger, membranloser Zellen füllt die Leibeshöhle theilweise aus (Fig. 2). Diese Zellen lassen eine ziemlich regelmäßige Anordnung erkennen. So liegen zunächst zwei große Zellen im vorderen Theile des Körpers und zwar in der Höhe des ersten Beinpaares, je eine Zelle an der Basis eines Beines (*a*). In derselben Weise sind zwei Zellen in der Höhe des hinteren Beinpaares untergebracht (*b*). An der Basis des Schwanzes liegt eine weitere solche Zelle (*c*). Diese fünf bis jetzt genannten Zellen haben sämmtlich ihren Platz in der dorsalen Region des Körpers. In der ventralen befinden sich nur vier solcher Zellen, und zwar zwei jederseits ungefähr in der Mitte zwischen Basis des Schwanzes und der Hinterbeine (*e*). Diese Zellen, obwohl membranlos, zeigen keinerlei selbständige Bewegung. Sowie aber der ganze Körper sich bewegt, verändern auch die Zellen ihre Gestalt und Lage in der mannigfaltigsten Weise. So treten sie z. B., wenn die Beine ausgestreckt werden, in diese so rasch hinein, dass dieses Hineintreten fast wie ein Hineinfließen erscheint. Wird nun, wie dies bei einer Ortsveränderung ja stets geschehen muss, das Bein im ausgestreckten Zustande bewegt, so treten die Zellen wieder aus den Beinen aus, ja entfernen sie sogar um beträchtliche Strecken von der Basis des Beines. So sieht man dann z. B. die in der Höhe des ersten Beinpaares befindlichen Zellen zwischen Mundöffnung und vorderem Leibesende einander bis zur Berührung genähert.

Ferner befinden sich in der Leibeshöhle noch zweierlei Zellen; einige sehr kleine (Nuclei 0,005 mm), welche sehr stark an die Zellen des später zu erwähnenden indifferenten Füllgewebes erinnern, und einige, welche noch größer sind und die Charaktere der später zu erwähnenden kleineren Drüsenzellen der Larve und des ausgebildeten Thieres besitzen.

Den Drüsenstigmen zugehörige Drüsenzellen habe ich nie unterscheiden können.



Gute Schnittpräparate von den Embryonen sind sehr schwer anzufertigen. Die besten Resultate habe ich erzielt, wenn ich Schnitte des ausgebildeten Weibchens auf dem Objektträger sehr stark mit saurem Karmin (nach SCHWEIGER-SEIDEL) überfärbte und dann so lange mit angesäuertem Alkohol (4% HCl) behandelte, bis die Gewebe des Mutterthieres vollständig entfärbt waren. Dann besaßen die Embryonen, welche, weil sie sich in den vom Endtheile des Uterus umschlossenen Eiern befanden, natürlich mitgeschnitten worden waren, gerade noch die für Untersuchungszwecke geeignete Färbung.

## b. Larve und geschlechtsreifes Thier.

### 1. Äußere Form.

*Pentastomum subcylindricum*. Eine Maus, welche ich am 28. Januar mit Embryonen von *P. proboscideum* gefüttert hatte, wurde am 3. Juni, also 48½ Woche später, getödtet. Alle die Eingeweide waren von den Parasiten durchsetzt; die meisten derselben lagen eingerollt in bindegewebigen Kapseln. Einige dagegen waren aus ihren Cysten herausgekrochen und wanderten frei in der Leibeshöhle umher. HOYLE berichtet von den von ihm untersuchten eingekapselten als *P. protelis* bezeichneten Larven, dass: »in every case examined except one, the ventral surface formed the convexity of the curve«<sup>1</sup>. Dies war jedoch nicht bei den von mir untersuchten *P. subcylindricum* der Fall. Bei ihnen war der Rücken konvex, der Bauch konkav.

Auf die Kapsel brauche ich nicht näher einzugehen; sie besteht aus Bindegewebe, welches, wie bei anderen in parenchymatösen Organen encystirten Parasiten, von dem Wirthe geliefert wird.

Die Larven (Fig. 22) waren ganz ausgebildet und erreichten eine maximale Länge von etwa 13 mm. Der Körper ist drehrund und von einer milchweißen Farbe, die von den durchscheinenden Parietaldrüsen herrührt. In der Ruhe ist das vordere Leibesende abgerundet; der Schwanz konisch zugespitzt. Die breiteste Stelle (1,44 mm) des Körpers liegt etwa 1 mm hinter dem Kopfende; von hier verjüngt sich das Thier allmählich nach hinten, bis seine Stärke ca. 1 mm von dem Schwanzende entfernt, nur noch 0,75 mm beträgt. Sodann schwillt er wieder plötzlich zu einer ovoiden Auftreibung und endigt mit einer stumpfen konischen Spitze. Selbstverständlich unterliegen diese Angaben vielen individuellen Schwankungen. Manchmal scheint der Körper von vorn nach hinten stetig an Stärke abzunehmen. In diesem Falle fehlt die ovoide Anschwellung vollständig. Ferner kommt es bisweilen vor, dass die Schwanzspitze sich sehr lang auszieht, oder in

<sup>1</sup> Trans. Roy. Soc. Edinb. 1883. p. 166.

der Mittellinie sich einstülpt, so dass also zwei lappenartige seitlich vom After liegende Fortsätze entstehen. Diese Gestaltdifferenzen stehen in Korrelation mit den Kontraktionszuständen der darunter befindlichen Muskeln. Der Körper ist in den meisten Fällen gerade gestreckt, manchmal aber, und zwar bei weniger entwickelten Thieren, nach der ventralen Seite hin gekrümmt. Der Vorderleib ist gewöhnlich auf der ventralen Fläche abgeflacht.

Die Körperoberfläche ist regelmäßig geringelt. Ich zählte 35—44 solche ringförmige Einschnürungen. Vorn sind dieselben am breitesten (bis 0,23 mm), nach hinten nehmen sie an Breite allmählich ab (bis etwa 0,13 mm). Das Schwanzende entbehrt der äußeren Ringelung; man kann jedoch, bei Betrachtung mit der Lupe, durch die durchsichtige Cuticula hindurch immer noch eine Ringelung der Hypodermis erkennen.

Der Mund liegt ventral, ca. 0,3 mm von dem vorderen Körperende entfernt, und ist von einem 0,06 : 0,04 mm starken Chitinring umgeben. Die eigentliche Mundöffnung wird von dem hinteren Theile der von dem Chitinringe begrenzten Partie gebildet, welche der Hauptmasse nach, die Oberlippe (Mundpapille) darstellt. Seitlich vom Munde sind zwei Paar Haken angebracht. In der Ruhe liegen sie in Einsenkungen der Cuticula (in den sog. Hakentaschen) zurückgezogen. Sie können aus denselben weit hervorgestreckt werden. Es kann sogar geschehen, dass der in der Umgebung des Hakens befindliche Theil der Körperwand, sammt der umgestülpten Hakentasche, durch Kontraktion der Muskulatur beinartig nach außen hervorgestreckt wird.

Männchen und Weibchen lassen sich, wie das LEUCKART auch für das *P. denticulatum* angiebt, durch Lage der Geschlechtsöffnungen unterscheiden. Die männliche Öffnung liegt ventral in der Mittellinie am zweiten Segment hinter dem Munde und ist von zwei vorderen und einer hinteren lippenartigen Erhebung umgeben. Die weiblichen Geschlechtsorgane münden gemeinschaftlich mit dem Enddarme am hinteren Körperende nach außen. Andere äußere Unterschiede habe ich in den Geschlechtern nicht gefunden.

Ferner findet man am Vorderkörper eine Anzahl Papillen. Ich werde selbige erst späterhin beschreiben, weil sie bei dem geschlechtsreifen Thiere weit deutlicher zu erkennen sind.

*P. proboscideum*. Schon bei der ersten Betrachtung des geschlechtsreifen Thieres fällt dem Beobachter der beträchtliche Unterschied, der hinsichtlich der Größe der verschiedenen Individuen obwaltet, auf. Die Länge variirt zwischen 34 und 25 mm; die größte Breite zwischen 3 und 2 mm. Die größeren Thiere sind Weibchen, die

kleineren Männchen. Die allgemeine Körperform ist die gleiche wie bei der ausgewachsenen Larve. Wenngleich die Anzahl der Ringel bei den verschiedenen Individuen variirt, habe ich doch keine gesetzmäßigen Zahlenunterschiede in den beiden Geschlechtern bemerken können, wie dies seiner Zeit HOYLE für *P. protelis* angegeben hat. Bei den Weibchen fand ich 35—43 Ringel, bei den Männchen 38—40. Die Zahl der Ringel war also bei den Weibchen, in den von mir untersuchten Exemplaren, größeren Schwankungen unterworfen als bei den Männchen.

**Papillen.** Am Vorderende des Körpers findet man konstant sieben Papillenpaare (Fig. 35—37). Außerdem erblickt man häufig noch eine Anzahl papillenähnliche Erhebungen, deren Zahl ich nie konstant fand, und mehr als Runzeln der Cuticula auffassen möchte. Einige von diesen Papillen sind schon bei anderen Pentastomen von früheren Autoren beschrieben worden. Echter Papillen unterscheide ich sieben Paar. Ein Paar, welches unter allen das größte ist, liegt unmittelbar vor dem ersten Hakenpaare; ein Paar ist noch weiter nach vorn, resp. nach der Rückenfläche gerückt und von Papillen gebildet, die einander mehr genähert sind; das dritte Paar liegt an der Dorsalfläche oberhalb des zweiten; das vierte Paar ist vor dem zweiten, das fünfte seitlich von dem zweiten Hakenpaare angebracht; das sechste Papillenpaar findet man hinter dem ersten Hakenpaar; das siebente am darauffolgenden Segment, und zwar der Medianlinie etwas mehr genähert. Die von mir als inkonstant bezeichneten Papillen (?) liegen an den seitlichen Kanten des abgeflachten Vorderleibes, und zwar am ersten bis neunten Segmente. Ihre Anzahl kann zwischen drei und neun Paaren schwanken. Ich habe sie bei mehreren Thieren gefunden; das eine Mal sehen sie genau wie die echten Papillen aus, das andere Mal aber erscheinen sie mehr als einfache Runzeln der Cuticula.

LEUCKART und JACQUART haben das erste Papillenpaar als reducirte Antennen betrachtet. LOHRMANN behauptet, dass die Kopfdrüsen hier ausmünden. Auf Grund meiner Beobachtung betrachte ich diese Papillen gleich LEUCKART als Sinnespapillen, finde jedoch keine Veranlassung sie als rudimentäre Antennen anzusehen. Bei *Pent. proboscideum* münden die Kopfdrüsen nicht in die Papillen selbst, sondern etwas ventral davon nach außen.

Das erste Stadium charakterisirt sich folgendermaßen: Die Embryonalbeine, der Bohraparat, das Rückenorgan und der Schwanz sind schon abgeworfen. Der Körper ist rundlich-oval und zeigt keine Spur von einer äußeren Ringelung. Durch die Körperwand schimmern Darm und Leibeshöhle hindurch. Ich muss jedoch erwähnen, dass die



Larven dieses Stadiums schon vor der Konservirung abgestorben waren, und dass sie also zur Untersuchung der histologischen Verhältnisse sehr wenig geeignet waren.

Die Larven des zweiten Stadiums (Fig. 14) sind ca.  $4\frac{1}{2}$  Wochen alt. Sie sind 0,8—1 mm lang, ihr Querschnitt ist kreisrund. Sie hatten sich stark nach der Bauchfläche gekrümmt und ließen äußerlich keine Ringelung erkennen; presste man sie aber aus ihrer Cuticula heraus, so zeigte die Hypodermis des Mittelleibes eine deutlich wahrnehmbare Ringelung. Von den inneren Organen konnte man Darm, Ganglion, Geschlechtsorgane und einige sehr große auf das Kopfbende beschränkte Drüsenzellen erkennen. Männchen und Weibchen waren durch die Lage der äußeren Geschlechtsöffnung von einander zu unterscheiden. Die männliche Geschlechtsöffnung war kurz hinter dem Munde, die eines Weibchens habe ich 0,043 mm vor dem After gefunden. In Größe und Form entspricht dieses Stadium ungefähr dem neun Wochen alten *Pentastomum taenioides* (cf. LEUCKART, Bau u. Entw. Taf. III, Fig. 20).

Drittes Stadium,  $6\frac{1}{2}$  Wochen alt (Fig. 17). Die Larven waren in ihrer Entwicklung ziemlich weit vorgeschritten. Ihre Länge betrug ca. 2 mm. Die äußere sich ablösende Cuticulaschicht war glatt, ohne jegliche Runzeln, dagegen ließ die neu entstandene innere Cuticula schon eine deutliche Ringelung erkennen (bis 44 Ringel). Vorn und seitlich von dem Munde lagen zwei unregelmäßig kreis- oder nierenförmige Öffnungen, die Eingänge zu den Hakentaschen. Der Rücken war noch immer viel länger als der Bauch. Dieses Stadium ist hinsichtlich der Form und Größe bedeutend weiter vorgeschritten, als die von LEUCKART beschriebene Larve aus dem vierten Monate (Bau u. Entw. Taf. IV, Fig. 2).

Allgemeines. Bei *P. proboscideum* läuft die Entwicklung viel rascher ab als bei *P. taenioides*. Die Ringel bilden sich von der mittleren Zone des Körpers aus nach vorn und hinten; sie können demnach entwicklungsgeschichtlich mit den Segmenten der anderen Arthropoden nicht homologisirt werden. Die  $7\frac{1}{2}$  Wochen alte Larve kann schon die definitive Anzahl der Ringel haben; das spätere Wachsthum findet also inter- und intra-annular und nicht endständig statt. Die Zahl der Ringel unterliegt ziemlich großen individuellen Schwankungen, so dass man denselben, wie dies schon einige Autoren betont haben, keinen allzu großen diagnostischen Werth beilegen darf. Ich habe jedoch unter allen meinen Thieren keines gesehen, bei denen die Zahl der Ringel weniger als 35 war. Ich kann also MÉGNIN und LUDWIG nicht beipflichten, wenn sie *P. proboscideum* (mit 35—44 Ringel) und *P. moniliforme*

(mit 19—26 Ringel) vereinigen. Die interannularen Einschnürungen sind ventral gewöhnlich deutlicher ausgeprägt als dorsal. Es ist schon oben hervorgehoben, dass DIESING die Zahl der Ringel bei *P. subcylindricum* irrthümlicherweise auf 80 angegeben hat.

## 2. Cuticula und Hypodermis.

**Ausgebildete Larve.** Der ganze Körper wird von einer 0,05 mm dicken Cuticula umhüllt, welche sich als Auskleidung des Ösophagus, des Enddarmes, der Geschlechtsausführungsgänge und der Haken-taschen nach innen einstülpt. Sie weist wohl allerorts so ziemlich die gleiche Stärke auf. Bei dem geschlechtsreifen Thiere aber sind die Dickenunterschiede in den einzelnen Körpertheilen deutlich ausgeprägt. Der Hinterrand eines jeden Ringels ist die dünnste Stelle. Weiter vorn wird die Cuticula allmählich dicker, bis sie schließlich in der tief eingesenkten Mitte des interannularen Theiles ihre stärkste Entwicklung erreicht. Nach vorn, also in dem hinteren Theile des nächsten Ringel, wird sie wiederum allmählich dünn. Die dünnste Stelle beträgt bei ♂ 0,09 mm, bei ♀ 0,189 mm, die dickste erreicht beim ♂ einen Durchmesser von 0,35 mm, beim ♀ dagegen einen solchen von 0,48 mm. Am Kopfende ist sie im Allgemeinen etwas dünner, besonders an den Papillen. Histologisch besteht die Cuticula aus zwei sich deutlich von einander abgrenzenden Schichten, von denen die äußere ziemlich homogen ist und sich mit farbigen Reagentien (z. B. Pikro- oder Säurekarmin) ziemlich auffallend imprägnirt. Die darunter liegende innere Schicht ist um Vieles dicker, nimmt Farbstoffe schwer an und besteht aus einer großen Anzahl der Oberfläche parallel laufender dünner Lamellen (Fig. 45). Der LOHRMANN'schen Ansicht, nach welcher die äußere Schicht nur ein durch den Kontakt mit der Außenwelt umgewandelter, in Abstoßung begriffener Theil der bis zehnmal dickeren inneren Schicht sei, kann ich auf Grund meiner Beobachtungen beistimmen. Die feinen Porenkanäle, die nach LEUCKART die Cuticula durchsetzen sollen, habe ich trotz eifriger Bemühung nicht finden können.

**Drüsenstigmata** sind bei sämtlichen Entwicklungsstadien vorhanden. Bei *Pent. subcylindricum* sind solche Stigmen bald mehr, bald minder regelmäßig auf jedem Ringel in zwei bis drei Reihen angebracht. Am zahlreichsten sind sie am Vorderkörper, etwa 160 auf einem Segmente. Nach hinten nimmt die Menge allmählich etwas ab, so dass auf die letzten Ringel schließlich nur ca. 60 kommen. Der Ring, welcher die Ausmündung jeder einzelnen Stigmen-drüse umgiebt, hat eine flach cylindrische Gestalt und einen Durchmesser von 0,04 mm.

Bei den geschlechtsreifen Thieren sind die Ringe der Drüsenstigmen nicht mehr vorhanden. Sie sind ohne Zweifel in Folge der Häutung verloren gegangen. An Stelle des Ringes sieht man ein einfaches Loch in der Cuticula, das in einen trichterförmigen erweiternden Kanal führt, welcher die ganze Dicke der Cuticula durchsetzt. Etwas unterhalb der Körperoberfläche befindet sich in dem Kanal eine 0,009 zu 0,007 mm große kragenartige Verdickung. Unterhalb des Kragens verändert sich die angrenzende Cuticula zu einer Art Chitincylinder (Fig. 45).

In dem ersten Stadium waren im Ganzen zwei Drüsenstigmata vorhanden, welche offenbar den beiden Drüsenstigmen des Embryo entsprechen.

Nach der zweiten Häutung wächst ihre Zahl so rasch, dass wir im zweiten Stadium schon 18 Reihen antreffen. In Folge der wiederholten Häutungen sind ihre Öffnungen etwas weiter geworden (0,009 mm). Im Allgemeinen sind die Stigmen der vordersten Reihen, die den Kopfabschnitt bedecken, größer als die des eigentlichen Leibes. Eben so wie bei der zweiten Larvenform des *Pent. taenioides* (LEUCKART) beschränken sich die Stigmen auf die Rückenfläche und die beiden Seiten der vorderen Körperhälfte. Die Zahl der Öffnungen, die auf eine Reihe kommt, ist vorn am geringsten (in der ersten Reihe stehen nur zwei), nach der Mitte aber nimmt die Menge ziemlich rasch zu (bis auf 14), um dann gegen die Körpermitte hin (bis auf sechs) wieder herabzusinken.

Das dritte Stadium kennzeichnet sich durch seine Ringelung (bis zu 44 Ringel sind vorhanden). Die Stigmen durchsetzen einen jeden Ringel; in den breiteren Segmenten sind sie zu zwei Reihen angeordnet, und auf der Bauchfläche so gut wie auf der Rücken- und Seitenfläche vorhanden. Die Menge, die auf einen Ringel kommt, schwankt zwischen 16—44.

Allgemeine Betrachtungen über die Drüsenstigmen. LEUCKART beschreibt Zahnfortsätze, welche zumal bei jungen Larven die Stigmen zu Zwillingssstigmen umbilden. Auch ich habe solche Bildungen bei meinen Larven gefunden, aber bei Weitem weniger häufig. Ich will als Beispiel eine 32 Tage alte Larve anführen, bei der ich nur zwei Doppelstigmen zählte, und zwar eines in der vierten Reihe, eines in der mittleren Region des Leibes. Wenn LEUCKART schreibt, dass diese Doppelstigmen »in gewisser Hinsicht wohl als Vorläufer der später eintretenden bedeutenden Vermehrung der Stigmenzahl betrachtet werden dürften«, so ist natürlich nicht anzunehmen, dass er glaubte, die Stigmen — also feste Chitingebilde — würden sich theilen, wie dies irrthümlicherweise



von einigen Autoren verstanden wurde. Vielmehr wollte er damit sagen, dass die Drüsen sich theilten und erst nach der nächstfolgenden Häutung zwei Drüsenstigmata erscheinen. Als Stütze für diese Ansicht führt LEUCKART an, dass »der Boden der Drüsen selber nicht selten eingekerbt sei, was wohl als das Zeichen einer beginnenden Theilung gedeutet werden könne« (Bau u. Etw. p. 124). Diese Einkerbungen sind jedoch, wie ich sehr deutlich zu wiederholten Malen habe sehen können, nichts Anderes als die unteren Grenzen der die Drüsen zusammensetzenden Zellen. Ich will hiermit keineswegs die Behauptung aussprechen, dass eine Theilung im LEUCKART'schen Sinne absolut undenkbar sei. Jedoch kann ich mit Bestimmtheit angeben, dass diese Art der Entstehung nicht die gewöhnliche ist, sonst würden die Stigmen über den ganzen Leib (interannular sowie intraannular) verbreitet sein. Überdies habe ich zu wiederholten Malen Gelegenheit gefunden, die Entstehung der Stigmenlöcher direkt zu beobachten. Zunächst senkt sich die (noch unfertige) Cuticula in Form eines sehr flachen Kegels ein; von der Spitze des Kegels geht ein sehr dünner, das Licht stark brechender (hohler[?]) Strang aus, den ich bis zu der Hypodermis hinein deutlich verfolgen konnte. Die Einsenkung wird auf Kosten des Stranges tiefer und tiefer und bildet sich schließlich zu einem deutlichen Kanal um. Wie der Ring entsteht, habe ich nicht direkt beobachtet.

Ist eine Larve von mehreren (abgestoßenen) Häuten umgeben, so kann man sich sehr leicht überzeugen, dass die Stigmen der älteren abgestoßenen Häute kleiner sind als die der neugebildeten.

Früher wurden die Stigmen für Athemlöcher gehalten; WEDL und LEUCKART aber haben diesen Irrthum bekämpft und den definitiven Nachweis erbracht, dass sie die Ausmündungsstellen der Hautdrüsen sind. Obwohl dieser Nachweis schon in der im Jahre 1860 erschienenen Abhandlung von LEUCKART enthalten ist, so wagt doch CHATIN<sup>1</sup> öffentlich zu behaupten, dass er es gewesen sei, der zuerst ihre wahre Natur erkannt habe. Es erscheint mir ganz unglaublich, dass ein Forscher im Stande ist, eine so klar und durchsichtig geschriebene Abhandlung wie die LEUCKART'sche so flüchtig durchzusehen, dass er nicht einmal dem Gedankengange des Autors zu folgen vermag.

Veranlasst durch die zumal in früherer Zeit häufigen Verwechslungen der Stigmen der Pentastomen mit den Athmungsstigmen der anderen Arthropoden, will ich die Ausmündungsöffnungen der Hautdrüsen der Pentastomen als »Drüsenstigmen« bezeichnen.

<sup>1</sup> p. 11. Notes anatomique sur une linguatula observée chez l'Alligator lucius.

PARONA<sup>1</sup> hat genau denselben Irrthum begangen, wie andere Autoren vor mehreren Decennien; getäuscht durch die Runzeln der Cuticula, lässt er die einzelnen Drüsen durch ein reichlich verzweigtes Kanalsystem sich verbinden, und vermittels der Stigmen nach außen ausmünden.

Eine andere Differenzirung der Cuticula stellen die sog. Stachelkränze dar, welche am hinteren Rande eines jeden Segmentes vorkommen. Die Stachelkränze sind, wie schon LEUCKART gezeigt hat, eine Eigenthümlichkeit der vollkommen ausgebildeten Larve, und gehen nach der Einwanderung in den definitiven Wirth in Folge einer Häutung verloren. Bei einigen Species erreichen die einzelnen Stacheln eine ziemlich beträchtliche Länge (bei *P. denticulatum*  $34\ \mu$ , Lkr.). Bei *P. subcylindricum* aber stellen sie äußerst kleine stumpf bis spitz kegelförmige Hervorragungen dar, welche von einer gemeinsamen Cuticularverdickung am hinteren Rande der einzelnen Segmente getragen werden.

Auf den Cuticulabelag des Darmtractus, sowie den der Geschlechtswege werde ich bei den betreffenden Organsystemen zurückkommen.

Die Haken und deren Taschen. Auf ungefähr gleicher Höhe mit dem Munde senkt sich bei *P. subcylindricum* die äußere Cuticula an vier Stellen in Form einer Tasche ein. In jeder dieser Taschen erblickt man drei in Gestalt und Funktion verschiedene Gebilde, nämlich den Haken, den Stützapparat oder Basalglied des Hakens und die Taschenfalte. In jeder Tasche des II. Hakenpaares findet man ferner einen Nebenhaken.

Der Haken (Fig. 32) ist ein krallenförmiges gekrümmtes Chitin-gebilde, welches mit dem Basalgliede artikulirt. Er kann durch Muskeln aus der Tasche hervorgestreckt werden; für gewöhnlich aber ruht er im Grunde der Tasche. Die Haken sind nicht genau nach der Bauchfläche, sondern auch etwas nach den Seiten gekrümmt. Der dem Dornfortsatz gleich gerichtete Theil der Wurzel reicht bis zum Taschengrunde herab; der Hinterwurzelast ist viel länger und wird von dem oberen Ende des rinnenartig gebogenen Stützapparates umfasst. Mit dem hinteren Rande dieses Astes ist ein eigenthümlicher, hohler, kegelförmiger, und im Grunde durchbohrter Chitinring innig verwachsen (Fig. 38). Er bildet die Ansatzpunkte für den *M. extensor unci*, welcher dem Klauenkrümmer der Katze physiologisch vollkommen entspricht.

Untersucht man den Haken auf Schnitten, so zeigt er sich aus drei von einander histologisch verschiedenen Schichten zusammengesetzt. Die äußere besteht aus einer derben, durchsichtigen und spröden

<sup>1</sup> Annal. del mus. civico l'istor. nat. di Genova. 1890. p. 4. Taf. III, Fig. 4.

Masse, welche gewöhnlich eine lamellare Struktur aufweist. Die mittlere Schicht bildet ein eigenartig schwammartiges Gewebe, dessen Maschen bei stärkerer Vergrößerung als Sechseck erscheinen und zu einem ziemlich regelmäßigen Netzwerk angeordnet sind. Im Inneren des Hakens liegt eine Anzahl kleiner Kerne, deren Zellenleiber ich aber nicht deutlich von einander abgrenzen konnte (Fig. 35).

Ich habe bei der Larve keine durchgreifenden Unterschiede zwischen den Haken des ersten und zweiten Paares, sowie denen des Männchens und Weibchens konstatiren können.

Die ganze Hakenbasis wird von einer direkten Fortsetzung der Körpercuticula allseitig eingehüllt.

Der Nebenhaken stellt ein ziemlich zartes, langes, stabförmiges Gebilde von kreisrundem oder ovalem Querschnitt dar, welches lateral dicht an der Basis eines jeden Hakens des zweiten Paares angebracht ist. Die Cuticula, welche die äußere Hüllschicht des Nebenhakens bildet, ist von völlig durchsichtiger chitinartiger Beschaffenheit und ziemlich dünn. Sie umschließt eine einfache Lage Epithelzellen, welche den Innenraum bis auf einen sehr dünnen Drüsenkanal beinahe vollständig ausfüllen (Fig. 32 und 34).

Der Stützapparat oder das Basalglied des Hakens ist von LEUCKART am genauesten beschrieben. Ich kann LEUCKART's Befunde vollständig bestätigen. Nur fand ich, dass mit dem Basalgliede eine gelbe Chitinlamelle in Verbindung steht, welche der Taschenwand als Stütze dient. Bei Behandlung mit Ätzkali löst sich diese Lamelle von der Taschenwand los, bleibt aber mit dem Stützapparat in Verbindung. An dieser äußeren Lamelle inseriren sich Körpermuskeln, welche den Hakenapparat in seiner Gesamtheit bewegen; die innere Lamelle dient auch den die Krallen auf- und abziehenden Muskeln zur Befestigung.

Direkt oberhalb der der Hakentasche anliegenden Lamelle finden wir die innere Fläche der Taschenfalte. Letztere ist mit einem scharfen Chitinrand ausgestattet und umgiebt den Haken zur Hälfte in Form eines Kragens (Fig. 21 und 30). Auch LOHRMANN beschreibt eine ähnliche Bildung bei *P. taenioides*, die jedoch mit der von mir beschriebenen Taschenfalte nicht identisch sein kann, weil erstere ventral (LOHRMANN, l. c., Fig. 4), letztere dorsal vom Haken gelegen ist.

Bei den geschlechtsreifen Thieren (*P. proboscideum*) sind die Hakentaschen mit ihren einzelnen verschiedenen Theilen eben so gut vorhanden wie bei den Larven. Den einzigen Unterschied, den ich konstatiren konnte, war der, dass bei den ersteren Haken, Nebenhaken, Basalglied und Taschenfalte kräftiger ausgebildet waren als bei den Larven. Vergleicht man die Haken des Männchens und Weibchens, so



ergiebt sich, dass die letzteren entsprechend der beträchtlicheren Körperdimension, durch eine beträchtlichere Größe sich auszeichnen. Ein Vergleich der beiden Fig. 30 und 31 wird dies besser veranschaulichen als eine detaillirte Beschreibung.

In dem ersten und zweiten Stadium sind die Hakentaschen äußerlich gar nicht zu sehen. Auf Schnittpräparaten vom zweiten Stadium dagegen kann man vier zweischenkelige Einstülpungen der Hypodermis, welche offenbar die ersten Anlagen derselben sind, nachweisen (Fig. 15). Im dritten Stadium sind die Hakentaschen schon äußerlich bemerkbar. Es ist alsdann der vordere Schenkel der Einstülpung bedeutend tiefer als der hintere (Fig. 18). In dem vorderen Schenkel entsteht das Basalglied des Hakenapparates. Ein tiefer Einschnitt grenzt den den Stützapparat abscheidenden Theil von der oberen helmartigen, den Haken bildenden Partie ab. Dieser Einschnitt wird gebildet von einer strangartigen Fortsetzung der Hypodermis. Vorläufig ist selbige noch solid, nach und nach aber heben sich beide Zellschichten von einander ab, und es entsteht auf diese Weise jener Spalt, in dem der dorsale Wurzelast des Hakens seine Entstehung nimmt. Auf der Oberfläche der helmartigen Erhebung erblickt man zu dieser Zeit einen kleinen tutenförmigen Zapfen, der sich späterhin als die Spitze des in Bildung begriffenen Hakens ausweist. Anfangs ist die Hakenspitze ziemlich gerade; erst späterhin erfährt sie, und zwar dadurch, dass die dorsale Partie viel rascher wächst als die ventrale, ihre definitive Krümmung.

Allgemeine Betrachtung über den morphologischen Werth des Hakenapparates. Obige Darstellung weicht in vieler Hinsicht sehr wesentlich von den früheren Beschreibungen ab. Zunächst kann ich auf Grund meiner Beobachtung der Ansicht, dass die Haken verkümmerte Beine vorstellen, nicht huldigen. Noch unhaltbarer erscheint mir die Behauptung von CLAUS, dass sie den Krallen der Endklauen der zwei hinteren Beinpaare der Arachnoiden zu homologisiren seien. Als Beweismaterial möchte ich zwei Thatsachen der Entwicklungsgeschichte anführen. Die Haken liegen ursprünglich vor dem Munde und werden als einfache Einstülpungen der Hypodermis angelegt. Schon aus diesen Gründen konnte man die Gebilde kaum als Beine bezeichnen. Zwar konnte man hiergegen einwenden, dass die fraglichen Gebilde Mundwerkzeuge (cf. HOYLE, l. c. p. 178) seien, welche vielleicht erst sekundär in Einstülpungen entstehen und vor den Mund gerückt sind. Dagegen sprechen aber die oben angeführten Entwicklungsfacta. Die ersten Anlagen sind einfache Einsenkungen der äußeren Haut, welche von allem Anfange an vor dem Munde gelegen sind.

Ferner möchte ich mit wenigen Worten noch auf die Nebenhaken zu sprechen kommen. Die früheren Beobachter haben behauptet, dass nur die Haken der Larve, und zwar beide Paare solche Nebenhaken besitzen. Nur LEUCKART macht eine Ausnahme, indem er die Nebenhaken auch bei dem geschlechtsreifen *P. subuliferum* persistiren lässt. CHATIN behauptet bei dem von ihm untersuchten *P. oxycephalum* stets neben den Haken zwei Nebenhaken gefunden zu haben. Über die Bedeutung der Nebenhaken von *P. denticulatum* gehen die Ansichten der verschiedenen Forscher weit aus einander.

Hinsichtlich der äußeren Form des Nebenhakens von *P. denticulatum* stimmen die Angaben der meisten Autoren überein. Er bildet einen kapuzenartigen Apparat, dessen halbkreisförmige Basis dem Stützapparate anliegt. KÜCHENMEISTER betrachtet ihn einfach als »Spitzendecker« und lässt seine Bewegungen von denen des Haupthakens abhängig sein. LEUCKART dagegen hält ihn für einen echten Nebenhaken, dessen Bewegungen durch die des Stützapparates bedingt werden. Wenn man diese Angaben, und besonders die verschiedenen Figuren von *P. denticulatum* mit der oben angegebenen Beschreibung und den Figuren (Taf. VIII) von *P. subcylindricum* und *P. proboscideum* vergleicht, so muss es sofort auffallen, dass jenes Gebilde, welches man bei *P. denticulatum* als Nebenhaken resp. Spitzendecker auffasste, mit der Taschenfalte von *P. proboscideum* identisch ist. Denkt man sich ferner diese Taschenfalte von *P. proboscideum* größer und größer werdend, so erhält man jene eigenthümliche Bildung, die bis jetzt bei *P. denticulatum* als Nebenhaken resp. als Spitzendecker beschrieben wurde. Diese Erklärung findet in LEUCKART's Beschreibung der Bewegung eine weitere Stütze, weil nämlich die Bewegung der Taschenfalte in der That von der des Stützapparates abhängig, der des Haupthakens aber davon unabhängig ist. Man kann sich leicht überzeugen, dass der echte Nebenhaken nur gleichzeitig mit dem Haupthaken auf und ab bewegt wird. Der Haupthaken dagegen kann unabhängig von dem Nebenhaken eine gewisse Strecke aus der Tasche hervorgestreckt werden. Tritt der Haupthaken über diese Grenze hervor, so folgt der Nebenhaken den Bewegungen des ersteren.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich erwähnen, dass ich es für höchst wahrscheinlich halte, dass die von CHATIN und GURLT beschriebenen zweiten Nebenhaken nichts Anderes als die Taschenfalte vorstellt. Überhaupt scheint es mir, dass bis jetzt Nebenhaken und Taschenfalte nicht nur bei *P. denticulatum*, sondern bei einer Reihe anderer Formen mit einander verwechselt worden sind.

Der Nebenhaken erreicht bei den verschiedenen Species eine sehr

verschieden kräftige Ausbildung. Bei *P. gracile* erreicht er (nach LEUCKART) die mächtigste Entwicklung. Er bildet einen hohlen stark gekrümmten Kegel, der dorsal sich dem Haupthaken eng anschmiegt (LEUCKART, l. c., Taf. V, Fig. 12). Bei *P. oxycephalum*, *P. heterodontis*, *P. najae* (LEUCKART, l. c. Taf. V) wird er nach und nach kleiner, jedoch scheint er noch als Haken zu fungiren. Bei *P. proboscideum* kann von einer solchen Wirkungsweise nicht mehr die Rede sein.

Seither wurde allgemein angenommen, dass die Nebenhaken nach der Einwanderung in den definitiven Wirth abgeworfen werden; schon LEUCKART aber führt als Ausnahmefall an, dass bei *P. subuliferum* die Nebenhaken beibehalten werden. Mir ist es gelungen das gleiche Faktum für *P. proboscideum* nachzuweisen. Da ferner LEUCKART (l. c. p. 106) nachgewiesen hat, dass der Jugendform *P. Diesingii* Nebenhaken gänzlich fehlen, so liegt es klar auf der Hand, dass man die Nebenhaken keineswegs als ausschließlich den Larven zukommende Organe betrachten kann.

Löst man die Cuticula von dem Körper vorsichtig ab, so bekommt man ein Bild von der Hakentasche, wie es Fig. 20 darstellt. Hier sieht man außer den verschiedenen Faltungen der Haut eine kegelförmige, 0,02 mm lange Einsenkung der Cuticula. Diese passt in die hohlen kegelförmigen Erweiterungen der dorsalen Hakenwurzel und stellt die Ausmündungsöffnung der sog. Hakendrüse vor. Man sieht den Haken-drüsenkanal knäueiförmig gewunden an die Spitze dieses Kegels herantreten. Die zahlreichen Windungen des Kanals sind leicht erklärlich, wenn man die ausgiebige Beweglichkeit der Haken in Betracht zieht.

Die Cuticula, welche nach LEUCKART<sup>1</sup> aus Chitin besteht, verdankt ihre Entstehung einer wohl entwickelten Hypodermis. Letztere besteht aus einer einfachen Lage schöner, hoher Cylinderzellen. Sie begleiten die Cuticula bei ihren Einsenkungen als Auskleidung des Pharynx, Enddarmes und der Endabschnitte der Geschlechtswege. Ich möchte hier zu dem Gesagten hinzufügen, dass CHATIN die zellige Natur der Hypodermis leugnet. Meiner Ansicht nach kann diese Behauptung nur durch die schlechte Konservirung seines Materials erklärt werden. LEUCKART, HOYLE und LOHRMANN haben Zellengrenzen bei allen Species gefunden, und auch ich habe sie bei *P. proboscideum* auf das deutlichste gesehen (Fig. 45).

Als Differenzirungen der Hypodermiszellen sind die sog. Stigmen-drüsen zu erwähnen. HOYLE und CHATIN beschreiben sie als mehrzellige Drüsen; LOHRMANN dagegen lässt es unentschieden, ob Zellengrenzen vorhanden sind oder nicht. Bei *P. proboscideum* sind die Zellengrenzen

<sup>1</sup> Archiv für Naturgesch. I. p. 15. 1850.



sehr deutlich zu unterscheiden. Nach der Mündung der Drüse nimmt das Zellplasma eine streifige Struktur an. LEUCKART hat diese Drüsen schon bei den jungen Larven von *P. taenioides* gesehen, und ich kann seine Beobachtung an *P. proboscideum* vollkommen bestätigen. LOHRMANN (l. c., p. 27) hält die Stigmendrüsen für Harnorgane, jedoch hat er für »diese Vermuthung keinen anderen Grund, als dass man für diese Thätigkeit keine Organe, für jene Organe aber keine Thätigkeit kennt«. Bei der Kleinheit der Objekte ist es kaum möglich Harnsubstanzen durch die bekannte Reaktion darin nachzuweisen.

Ferner habe ich noch einige cuticulaähnliche Bildungen zu erwähnen, deren physiologische Bedeutung mir unklar geblieben ist. Diese Gebilde sind nur bei frischen Präparaten deutlich zu sehen. Niemals ist es mir geglückt, sie mit Sicherheit auf Schnitten nachzuweisen. Von der Cuticula aus geht ein sehr dünner heller Strang, welcher etwa  $3\mu$  lang ist. Nach kurzem Verlaufe schwillt er zu einer kleinen ( $5\mu$  im Durchmesser) rundlichen oder länglichen ovalen Auftreibung an. Von letzterer aus geht ein dünner Strang nach dem Inneren des Körpers, woselbst er sich nicht weiter verfolgen lässt. Diese problematischen Gebilde kommen besonders auf dem Vorderkörper und Rücken vor. Ich habe sie im zweiten und dritten Stadium gefunden. Bisweilen erinnert ihre Form stark an die sich bildenden Stigmen. Dagegen habe ich niemals Übergangsformen zu den definitiven Stigmen gefunden.

### 3. Der Verdauungsapparat.

Der Verdauungsapparat besteht aus fünf Theilen: 1) dem Munde mit der Oberlippe, 2) dem Pharynx, 3) dem Ösophagus, 4) dem Magendarm und 5) dem Enddarm.

Bei der ausgebildeten Larve liegt der Mund (Fig. 22, 46) ventral ca. 0,3 mm von dem vorderen Körperende entfernt. Der 0,06 zu 0,04 mm messende ovale sog. Mundring stellt eine flache 0,03 mm tiefe Rinne dar, welche die Oberlippe umgiebt. Als Oberlippe bezeichne ich dasjenige Organ, welches HOYLE »Oralpapilla« und LOHRMANN »Mundpapille« genannt haben, welches aber durchaus keine Papille, sondern eine wirkliche Lippe darstellt. Die Cuticula des Körpers bildet sich allmählich verdickend die Rinne des Mundringes. Unter der Sohle der Rinne ist die Cuticula so dick, dass sie fast einem starken, durch seine gelbe Färbung auch besonders auffallenden Ringe gleicht. Da nun die Cuticula auf der anderen Seite der Rinne in schneller Abnahme ihrer Stärke in die Cuticula der Oberlippe übergeht, deren Dicke derjenigen der sonst am Körper vorhandenen Cuticula gleich kommt, so erscheint der Querschnitt jener Cuticularverdickung unter der Rinnen-

sohle als ungefähr herzförmig. Diese Verdickung unter der Rinnensohle treibt nahe dem vorderen Körperende zwei hohle konische Zapfen (Fig. 46) in das Innere des Körpers ein. Diese Zapfen dienen, wie gleich zu schildern, zum Ansatz von Muskeln. Zwischen diesen zwei Zapfen ist die Rinne am flachsten. Den beiden Zapfen gegenüber, also in dem dem hinteren Körperende zugewandten Theile des Mundringes liegt die Mundöffnung (Fig. 46). Die Rinne des Mundringes verläuft in der Fläche des unmittelbar an die Mundöffnung sich anschließenden Pharynx. Die Chitinverdickung unter der Rinnensohle verstreicht in der dicken Cuticula des Pharynx. Diese Cuticula des Pharynx bietet einen ganz eigenthümlichen Anblick dar. Sie ist nämlich von außerordentlich vielen verschieden großen und mannigfaltig gestalteten unregelmäßigen Höckern besetzt, welche auf Quetschpräparaten Löchern täuschend ähnlich sehen. Diese höckerige Beschaffenheit erstreckt sich in der Nähe des Pharynx auch auf die Wände der den Mundring bildenden Rinne. Nach LOHRMANN (l. c., p. 47) bestehen »die Seitenstücke der vorderen Mundwand weder aus festem gelben Chitin, noch aus jenem, das die allgemeine Körperbedeckung ausmacht . . . sondern aus einer mit Karmin sich stark färbenden dünnen Chitinhaut«, der er elastische Eigenschaften zuschreibt. »Unter diesen elastischen Stücken liegt als Matrix nicht eine einfache Zellenlage, sondern ein dickeres Polster.« Von jener dritten Art von Chitin war bei meinen Thieren niemals etwas zu bemerken. Manchmal sah ich eben so wie LOHRMANN an jenen Stellen polsterartige Anhäufungen von Zellen, aber stets stellte es sich bei näherer Untersuchung heraus, dass dem Bilde eine durch schiefe Schnittführung bewirkte Täuschung zu Grunde lag. Die Angaben HOYLE's und LOHRMANN's betreffs der Muskulatur der Oberlippe weichen etwas von einander ab. HOYLE beschreibt die Muskeln wie folgt (P. protelis, p. 175): »The papilla itself contains two (possibly three) sets of muscular fibres, the first traverses it almost parallel to the longitudinal axis of the body, slightly approaching the ventral surface as it passes backwards; the second passes from its base towards the free extremity, bending slightly inwards as it proceeds. Some of the sections of the papilla seemed to show a thin marginal layer of fibres, divided transversely, which would of course constitute a sphincter, but these appearances were so uncertain, that I do not feel justified in doing more than merely alluding to them.«

»In addition to these, a clearly-defined retractor bundle runs obliquely forwards from the middle of the body into the papilla, while all around it slender groups of fibres pass outwards, and are inserted into the cuticle.«

LOHRMANN (l. c., p. 46, *P. taenioides*) behauptet, dass nur die erstgenannten Longitudinalmuskeln vorhanden seien, hält die zweitgenannten für Drüsenkanäle und glaubt, dass die von HOYLE unterschiedene dritte Art von Muskeln nur in dessen Vermuthung existirt habe. Den Retraktor HOYLE's möchte er vielleicht für den Pharyngealnerven LEUCKART's ansehen.

Meine Ergebnisse stimmen im Großen und Ganzen mit denen LOHRMANN's überein. Von den beiden schon erwähnten Zapfen, welche der Mundring in seinem vorderen Theile in das Körperinnere hineinsendet, entspringen zahlreiche in fächerförmiger Ausstrahlung an die Cuticula, bez. Hypodermis der Oberlippe und des Pharynx herantretende Muskelfasern. Das sind die Longitudinalmuskeln (Fig. 46), welche schon LEUCKART beschrieben und abgebildet hat. Ich habe weder Muskelfasern noch Drüsenausführungsgänge gesehen, welche der zweiten Muskelkategorie HOYLE's entsprechen könnten. Das Vorhandensein von Ringmuskeln kann ich aufs bestimmteste verneinen. Der Retraktor HOYLE's ist ohne Zweifel der Pharyngealnerv, wie man schon aus seiner Abbildung (l. c., Fig. 8) erschließen kann.

Es ist übrigens gar nicht zu verwundern, dass HOYLE den oben erwähnten Irrthümern unterlegen ist: Erstens hält es manchmal sehr schwer bei unseren Thieren Muskeln, Bindegewebe und Nerven von einander zu scheiden; zweitens, wie er selbst ausdrücklich bemerkt, hatte HOYLE nur ein so schlecht erhaltenes Material zur Verfügung, dass er anfänglich dasselbe gar nicht untersuchen wollte. Ferner kann ein Theil der Muskeln durch Annäherung der Pharynx- an die Bauchwand, wie dies manchmal geschieht, in eine solche Lage gebracht werden, dass letztere auf Schnitten gerade wie ein Retraktormuskel aussehen.

Von den vorderen Strängen des Mundringes gehen Muskelfasern nach vorn und inseriren sich an der Körperwand (Fig. 46); sie sind nur eine Fortsetzung der Longitudinalmuskeln des Körpers.

Der Pharynx verläuft von der Mundöffnung aus zunächst ziemlich gerade nach oben und hinten, dann knickt er nach hinten um und setzt sich in dem Ösophagus fort. Er wird, wie oben erwähnt, von einer dicken höckerigen gelben Chitinschicht ausgekleidet. Quetschpräparate zeigen diese fensterartige Struktur viel deutlicher als Schnittpräparate. Der Querschnitt des Pharynx ist sichelförmig, und zwar sieht die Konkavität vor der geknickten Stelle nach vorn, hinter derselben aber nach unten und hinten. Die Weite des Lumens liegt selbstverständlich von dem Kontraktionszustande der Oberlippenmuskeln ab. Die Hörner der Sichel liegen 0,4 mm aus einander. Die Erweiterung des Pharynx wird dadurch bewerkstelligt, dass die vordere kon-



kave Wand desselben durch die Muskeln der Oberlippe nach vorn, die hintere konvexe Wand aber durch die Longitudinalmuskeln des Körpers nach hinten gezogen werden. Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch hervorheben, dass ich unter Pharynx den ganzen (ca. 0,28 mm langen) Theil des Verdauungstractus, welcher von dickem gelben Chitin ausgekleidet ist, verstehe.

Die untere konvexe Begrenzung des Pharynx hat manchmal, besonders auf Längsschnitten, das Ansehen einer Unterlippe, ist jedoch nicht so beweglich wie die Oberlippe. An ihrer vorderen unteren Spitze münden einige kleine Drüsenkanälchen aus (Fig. 46).

Von dem proximalen Ende des Pharynx verläuft in gerader Richtung nach hinten und oben der Ösophagus. Er mündet in den Magendarm ca. 0,35 mm hinter dem vorderen Ende desselben. Sehr oft stülpt er sich in das Lumen des Magendarmes ein. Seine Chitinkleidung ist viel dünner als die des Pharynx und unterscheidet sich von der letzteren durch seine weit hellere Färbung. Der Querschnitt ist Anfangs gleichfalls sichelförmig (aber die Konvexität sieht nach unten und hinten) und sein Lumen ist eben so weit wie das des Pharynx. Je mehr wir uns aber dem Magen nähern, um so runder und enger wird dieser Theil des Darmtractus.

Die Matrix der ösophagealen und pharyngealen Auskleidung bildet eine direkte Fortsetzung der Körperhypodermis, und ist auch in der That nichts Anderes als eine einfache, etwas modificirte Einstülpung der Hautdecke. Nach LEUCKART wird der Ösophagus von einer Lage quergestreifter Ringmuskulatur umgürtet. Nach LOHRMANN finden sich außerdem aber (bei *P. taenioides*) auch deutliche Längsmuskeln. Bei *P. proboscideum* habe ich weder Längs- noch Cirkulärmuskeln gefunden. Dagegen konnte ich sehr deutlich Muskelfasern erkennen, die von der unteren konkaven Seite des Ösophagus nach unten zur Körperwand verlaufen, sowie auch solche, welche zu beiden Seiten des Ösophagus sich zwischen der Bauch- und Rückenwand des Leibes ausspannen. Die Muskeln, welche von der konkaven Seite des Ösophagus nach unten verlaufen, spielen bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle, indem sie eine Erweiterung des Ösophagus bewirken. Die erwähnten Körpermuskeln konnten dagegen zur Fortbewegung der eingenommenen Nahrung dienen, indem durch ihre Kontraktion die Hörner des Ösophagus zusammengedrückt werden.

Obige Darstellung bestätigt die LOHRMANN'sche Annahme, dass der Mund der Pentastomen zum Saugen eingerichtet ist, und dass dem entsprechend die Oberlippe nicht vorstreckbar ist.

Neben dem Ösophagus findet sich eine große Menge Drüsen-

zellen, von denen zwei Gruppen hier besonders erwähnt werden sollen. Die eine Gruppe umgiebt den Ösophagus an jener Stelle, wo er in den Pharynx übergeht. Die andere, fast runde Drüsenzellengruppe umgürtet die Einmündungsstelle in dem Magen. Beide Gruppen sind aber nicht immer scharf von einander abgegrenzt (Fig. 46).

Hinsichtlich der Unterscheidung des Darmtractus in Pharynx und Ösophagus stimme ich LEUCKART und LOHRMANN bei. HOYLE dagegen spricht nur von dem Ösophagus. Bei *P. proboscideum* waren beide Abschnitte durch die Beschaffenheit der Cuticula sehr leicht von einander abzugrenzen.

Den größten Theil des gesammten Verdauungstractus macht der Magen aus. Er beginnt noch vor der Einmündungsstelle des Ösophagus, im Kopfteile des Thieres, zieht dann in gerader Richtung nach hinten und geht 0,5 mm vom Schwanzende entfernt in den Mastdarm über. Er bildet ein cylindrisches Rohr, dessen Innenfläche sich aber in zahlreichen Längsfalten erhebt. Die innerste Lage bildet eine schöne Schicht hoher Cylinderzellen. Auf sie folgt zunächst eine gelb gefärbte *Membrana propria*, und diese wird dann wiederum von einer ziemlich dicken Lage Bindegewebszellen umgeben. Von diesen Bindegewebszellen gehen jederseits ca. 6 dünne bandförmige Mesenterialstränge aus, die in schräger Richtung nach der Leibeswand hinziehen und dort oberhalb der Laterallinien sich inseriren.

DIESING (Monogr., p. 8) hielt diese Bindegewebsschicht für eine Gefäßschicht. LEUCKART aber erblickt in ihr ein Längsmuskelnnetz von sehr eigenthümlicher Bildung. Behandelt man sie dagegen mit verschiedenen Farbstofflösungen, so wird man zu der Überzeugung kommen, dass die Zellen der betreffenden Schicht nicht als muskulöse Gebilde aufgefasst werden dürfen. Auf mit Pikrokarmín gefärbten Schnitten kann man allerdings diese Zellen von den echten Muskeln kaum unterscheiden, da beide gleich intensiv roth gefärbt erscheinen. Behandelt man dagegen die Schnitte mit Säurekarmín, so färben sich die fraglichen Zellen gelb, die echten Muskeln dagegen roth. Diesen Bindegewebszellen werden wir noch mehrere Male in anderen Körperteilen, wie Samentasche, ovarialem Mesenterium etc. begegnen. In geringer Entfernung von der Basalmembran bemerkt man übrigens in dieser Bindegewebshülle eine Lage wirklicher cirkulärer Muskelfasern. Die Mehrzahl der Fasern sind concentrisch zu dem Darmlumen angeordnet: einige wenige biegen von dieser Richtung ab und verlaufen diagonal (spiral), ja selbst longitudinal, ohne dass man jedoch von einer Diagonal- oder Längsmuskellage sprechen kann. Die Fasern sind deutlich quergestreift, wie LEUCKART seiner Zeit richtig erkannte.

Besonders eigenthümlich ist die Gestalt des Epitheliums, welches den Magenraum auskleidet. Die Zellen sind sehr verschieden hoch, ihre Länge kann das Zwei- bis Siebenfache des Durchmessers erreichen. Der ovale Kern liegt im basalen Theile der Zellen. In dem Protoplasma der Zelle nimmt man eine Anzahl 1—2  $\mu$  großer Körner wahr, welche offenbar, da sie auch im Darmlumen vorkommen, aufgenommene Nahrung sind (Fig. 26—27).

Der Mastdarm misst im Durchschnitt 0,37 mm; sein Durchmesser (Lumen) beträgt 0,03 mm. Er ist hinsichtlich seines feineren Baues von dem Magen sehr leicht zu unterscheiden. Das 49  $\mu$  hohe Cylinder-epithel (Nuclei 3  $\mu$ ) scheidet nach innen eine dünne Cuticula ab, die die direkte Fortsetzung der äußeren Körpercuticula bildet. Eine Basalmembran, wie selbige von einigen Autoren beschrieben wird, habe ich nicht finden können. Das Epithel wird nach außen von einer dicken Lage Bindegewebszellen umgeben, in welcher man merkwürdigerweise keine Muskelfasern findet. LOHRMANN (l. c., p. 21 bei *P. taenioides*) und HOYLE (l. c., p. 177 bei *P. protelis*) haben auch keine Muskeln hier gefunden. Auf der Außenfläche der Bindegewebschicht lagern zahlreiche Drüsenzellen, welche LEUCKART seiner Zeit als Ganglienzellen gedeutet hat. Die Nerven, welche nach den Angaben LEUCKART's und LOHRMANN's den Enddarm umspinnen sollen, konnte ich nicht finden. Der Mastdarm mündet beim Männchen an der Körperspitze, beim Weibchen oberhalb der Vagina, vermittels eines kreisrunden Anus nach außen. Bisweilen wird die Hinterleibspitze so tief eingezogen, dass eine förmliche Kloake entsteht. Seitlich vom Darne verlaufen zwei mächtige Drüsen, welche in dem Kapitel über die Drüsen beschrieben werden sollen.

Geschlechtsreifes Thier. Über den Darm bei den geschlechtsreifen Thieren brauche ich dem Gesagten nur Weniges hinzuzufügen. Selbstverständlich ist derselbe viel größer geworden, und in Folge der mächtigen Entwicklung der Geschlechtsorgane nach der Bauchfläche hingedrängt worden. Die Epithelzellen zeigen sehr verschiedene Größe und Inhalt. Manchmal enthalten sie wenige der oben beschriebenen Körner, manchmal sind sie damit so stark gefüllt, dass der Nucleus kaum zu sehen ist. Letzterer liegt stets im unteren Drittheil der Zelle, der gewöhnlich weit weniger Körner enthält als die oberen (Fig. 28).

Erstes Stadium. Der Mundring hat sich vorläufig nicht geschlossen; von der Fläche betrachtet erscheint er als eine hufeisenförmig gebogene Chitinleiste. Der Magendarm füllt fast den ganzen Leibesraum aus und endigt hinten blind geschlossen.



**Zweites Stadium.** Hier hat sich die Chitinleiste zu einem 0,03 zu 0,036 mm Ring abgeschlossen. Alle die verschiedenen Theile des Zuleitungsapparates des Darmtractus (die Oberlippe mit ihren Muskeln, der Pharynx und Ösophagus) die bei der ausgebildeten Puppe beschrieben worden sind, sind schon im verkleinerten Maßstabe zu unterscheiden. Der Magendarm besitzt keine Falten, vorn ist er flach abgerundet, hinten etwas zugespitzt. Auf diesem Stadium ist bei *P. proboscideum* wie bei *P. taenioides* (LEUCKART), die Verbindung des Lumens des Magens mit dem des Mastdarmes noch nicht vorhanden. Das Epithel (Fig. 24) des Magens ist 8  $\mu$  hoch (Nuclei 5  $\mu$ ) und enthält keine, oder äußerst wenige von den kleinen gelben Körnern. Dagegen sind letztere im Darmlumen vorhanden. Außerdem habe ich oftmals Leberzellen (der Maus) im Darmlumen gefunden. Auf der Außenfläche der dünnen Membrana propria liegt eine gewöhnlich mehrschichtige Lage indifferenten Bindegewebszellen. Hier und da aber, wie z. B. zwischen Darm und Nervensystem, Geschlechtsorganen oder Drüsenzellen wird die Lage nur einschichtig. Diese einfache Zelllage geht auch auf den Ösophagus über.

Der Mastdarm stellt ein cylindrisches Rohr vor, dessen Epithelium sehr niedrig (10  $\mu$ , Nuclei 5  $\mu$ ) ist. Eine Fortsetzung der äußeren Körpercuticula kleidet das 5  $\mu$  große Lumen aus, welches durch den am hinteren Ende des Körpers befindlichen 3  $\mu$  großen After ausmündet.

**Drittes Stadium.** Mit der Verlängerung des Körpers ist der ganze Verdauungsapparat größer geworden. Der Mastdarm ist mit dem Magendarme äußerlich sehr eng verbunden, doch sind die Lumina noch immer von einander getrennt. Die Magenepithelzellen (Fig. 25) enthalten nur wenige gelbe Körner, obwohl selbige im Lumen in großen Mengen anzutreffen sind.

**Allgemeines über den Darm.** In hohem Maße nehmen jene gelben Körner, die sich theils in den Zellen der assimilirenden Schicht vorfinden, unser Interesse in Anspruch. Schon LEUCKART hat diese »feinkörnige Molecularmasse« in den Zellen erwähnt und hält sie für Partikel der aufgenommenen Nahrung. FRENZEL<sup>1</sup> hat diese Körner auch bei anderen Arthropoden gefunden, glaubt aber nicht, dass sie aufgenommene Nahrung, sondern eine Art Verdauungssekret vorstellen. LOHRMANN (l. c., p. 20) gefällt die LEUCKART'sche Auffassung besser; er vergleicht die Körner dem reservirten Nährstoffe, welcher in pflanzlicher Zelle abgelagert worden. Nach meinen Unter-

<sup>1</sup> Archiv für mikr. Anat. XXVI.

suchungen trete ich ganz entschieden für die LEUCKART'sche Deutung ein. Ich habe diese gelben Körner auf den verschiedensten Entwicklungsstufen der Pentastomen, theils frei im Darmlumen, theils im Inneren der Darmzellen gefunden.

Gegen die FRENZEL'sche Auffassung, wonach sie Verdauungssekrete sein sollen, sprechen folgende Beobachtungen: Bei sehr jungen Larven fand ich diese Körner im Darmlumen, bisweilen sogar in ziemlich beträchtlicher Menge, während in den Darmzellen noch keine derartige Gebilde zu erkennen waren. Beim geschlechtsreifen Thiere sind die Darmzellen mit diesen Körnern bisweilen vollständig vollgepfropft. Wollte man sie als Sekrete auffassen, so müsste der ganze Magendarm, da alle Zellen unter sich gleich sind, als ein Sekretionsorgan aufgefasst werden. Berücksichtigen wir ferner, dass eine lange Zeit hindurch der Magendarm mit dem Enddarme nicht im Zusammenhang steht, so würde sich kein Theil finden, der zur Resorption der Nahrung dienen könnte. Auch kann ich LOHRMANN's Behauptung, dass die Körner den Proteinkörnern an die Seite zu stellen seien, nicht gelten lassen, sondern ich glaube, dass sie als die direkt aufgenommenen Zerfallprodukte der Gewebe des Wirthes anzusehen sind.

Ferner kann ich LEUCKART's und LOHRMANN's Behauptung bestätigen, dass die freien Enden der Darmzellen sammt den darin befindlichen Körnern, besonders bei dem Geschlechtsthiere, sich ablösen und durch den Enddarm nach außen gelangen können.

Bei den jungen Larven sieht man in den Darmzellen eine sich ziemlich deutlich abgrenzende Schicht (Zellmembran). Bei den älteren Thieren lässt sich diese Zellmembran nicht mehr deutlich erkennen.

#### 4. Absonderungsorgane.

Ausgebildete Puppe. Die Drüsen der Pentastomen sind von verschiedenen Autoren beschrieben worden. LEUCKART unterscheidet bei *P. taenioides* Stigmendrüsen (l. c., p. 30), Hakendrüsen (l. c., p. 64) und zwei in den Mund einmündende Drüsen. HOYLE (l. c., p. 177) beschreibt wandständige (Parietal-) Drüsen, Haken und Stigmendrüsen. LOHRMANN (l. c. p. 22) betrachtet die wandständigen Drüsen als einen Theil des Hakendrüsenapparates. Außer den Haken-, Stigmen- und zwei Mediandrüsen unterscheidet er sechs weitere Drüsengruppen, vier am Geschlechtsapparate und zwei am Darme.

Meine eigenen Untersuchungen haben mich zu folgenden Resultaten geführt.

**Stigmendrösen:** Auf die Stigmendrösen bin ich an früherer Stelle eingegangen (p. 112 und 119).

**Parietaldrüsen:** Ein jeder Ringel des Körpers ist intraannular, mit Ausnahme drei schmaler Längsstreifen, dicht mit Drüsenzellenhäufchen besetzt. Auf diese Weise erhalten wir drei Drüsenfelder (Fig. 19, 47), von denen das eine den ganzen Rücken und die Seiten bedeckt, während die beiden anderen sich gleichmäßig in die Bauchfläche theilen. Offenbar stimmen sie mit den Parietalzellen HOYLE's überein. Diese Zellen sind bei lebenden Thieren milchweiß und scheinen durch die Körperwand hindurch. Mit farbigen Reagentien imprägniren sie sich ziemlich stark. Zwei bis zwölf solcher Zellen sind gewöhnlich zu einer solchen Gruppe vereinigt.

**Kopfdrüsen:** Zu beiden Seiten des Magendarmes und an demselben vermittelt eines Mesenteriums befestigt, ist ein großer Drüsenkörper, welchen man schon bei lebenden Thieren deutlich durch die Körperwand hindurchschimmern sieht. Diese Drüsenkörper bilden zwei cylindrische Stränge, welche ungefähr auf gleicher Höhe mit dem Magendarm beginnen und dann an den Seiten des letzteren bis etwas über die Mitte herabziehen (Fig. 22). Im Centrum eines jeden Drüsenkörpers findet man einen Kanal, der von einer einfachen Epithelschicht und einer Cuticula ausgekleidet ist. Die Substanz der Drüsenkörper besteht aus (Fig. 47) zwei hinsichtlich der Entstehungsweise und der Größe verschiedenen Arten von Zellen. Die großen derselben, deren Nucleus ungefähr  $19\ \mu$  misst, färben sich mit Säurekarmin nicht sehr stark, dagegen tingiren sich der  $6\ \mu$  große Nucleolus und die  $3-18\ 2\ \mu$  großen Körner, welche im Kerne zu sehen sind, sehr lebhaft mit dem genannten Farbstoffe. Außerdem finden wir, und zwar hauptsächlich in der Nähe des Drüsenganges wesentlich kleinere und dunkler gefärbte Zellen. Die beiden Centralkanäle setzen sich nach vorn in dünne Schläuche fort, welche an den Seiten des Ösophagus vorbeiziehen und unterhalb der großen Sinnespapillen jederseits mit einer Öffnung nach außen ausmünden. Ich will diese Drüsen in dem Folgenden als Kopfdrüsen bezeichnen.

**Hakendrösen:** Im Kopfe sieht man noch jederseits einen Haufen kleiner Drüsenzellen, welche histologisch von den Parietalzellen, sowie von den kleineren Zellen der Kopfdrüsen nicht zu unterscheiden sind. Diese stellen die Hakendrösen dar. Aus jeder Drüse treten zwei Kanäle hervor, welche zu den Haken führen, und in der geschilderten Weise an den Haken nach außen münden. Gewöhnlich schmiegen sich die Hakendrösen so dicht an die Kopfdrüsen an, dass man beiderlei Gebilde nicht deutlich von einander abgrenzen kann (Fig. 22).



Schon LOHRMANN (l. c., p. 24) hat gesehen, dass die Haken und Kopfdrüsen sich aus zweierlei (großen und kleinen) Zellen zusammensetzen, von denen die kleineren vornehmlich die Hakendrüsengänge, die größeren dagegen die Kopfdrüsengänge mit Sekret versorgen. Er hat auch hervorgehoben, dass einige der Zellen die Farbstoffe schlecht annehmen, welche Thatsache er dadurch zu erklären sucht, dass die sich wenig färbenden Zellen sich in einem anderen Zustande der Thätigkeit befinden als die sich gut färbenden Zellen.

Nach meinen Untersuchungen gehören die größeren Zellen (mit Ausnahme von zwei oder drei, welche ventral direkt hinter dem Ösophagus liegen) ausschließlich zu den Kopfdrüsen und färben sich nie stark; die kleineren Zellen dagegen färben sich immer intensiv und gehören den Hakendrüsen, Parietaldrüsen und dem Centraltheile der Kopfdrüsen an. In allen drei Drüsenarten findet man jene quastenförmigen Strahlen, welche schon LEUCKART beschrieben hat. Es ist ihm aber nicht gelungen ein Lumen in den einzelnen Strahlen nachzuweisen, doch konnte ich bei *P. proboscideum* das Lumen sehr deutlich nachweisen. Die einzelnen Röhrenchen engen sich nach der Peripherie der Zellen trichterförmig zu.

Zwei Drüsenkörper, welche den Ösophagus umgeben, sind schon bei der Beschreibung des Darmtractus erwähnt worden. Sie bestehen aus Zellen, welche noch kleiner sind (Fig. 46) als die der wandständigen Drüsen. Sie ähneln den letzteren, indem sie Farbstoffe außerordentlich leicht annehmen.

Die Zellen der Drüsen, welche den Mastdarm umgeben, sind auch gewöhnlich etwas kleiner als die der Parietaldrüsen.

Ausführungskanäle habe ich bei den Parietal-, Ösophagus- und Mastdarmdrüsen nie finden können, obgleich die quastenförmigen Bildungen leicht zu erkennen sind.

Ferner findet man dicht hinter dem Ösophagus einige (zwei bis vier) sehr große Drüsenzellen, welche an der Spitze der Unterlippe nach außen münden (Fig. 46).

Noch einige andere Drüsen werden bei der Beschreibung der Geschlechtsorgane ihre Beschreibung finden.

Die Anordnung, die Gestalt und der histologische Bau der Drüsen ist beim vollständig entwickelten Geschlechtsthier im Wesentlichen das gleiche wie bei den Larven.

Zweites Stadium: Auf diesem früher gekennzeichneten Stadium ist der Kopfdrüsengang leicht als solcher zu erkennen. Er verläuft in das den Darm umgebende Bindegewebe und lässt sich ohne

Schwierigkeit bis in das hintere Drittheil des Körpers verfolgen (Fig. 16). Man kann drei verschiedene Arten von Drüsenzellen unterscheiden: 1) Peripherisch gelegene Zellen, welche die Stigmandrüsen vorstellen. 2) Zahlreiche, etwas größere Zellen, welche zerstreut im Körper (aber der Mehrzahl nach parietal als visceral) umherliegen, und welche das Aussehen der späteren Parietalzellen haben (Fig. 15 u. 16). Als dritte Art findet man im Kopftheile gegen 10 bis 20 große grobkörnige Zellen (Fig. 15), welche lebhaft an die großen körnchenreichen Zellen der Embryonen erinnern (Fig. 2). Auch ihre Vertheilung ist ungefähr dieselbe wie bei den Embryonen, indem vorn am Kopfe ein Paar sehr große Zellen (Kerne  $24 \mu$ ), und dahinter etwas lateral davon zwei Gruppen kleinerer Zellen gefunden werden.

Auf dem dritten Stadium sind alle drei Paare der Drüsengänge vorhanden.

Die Stigmandrüsen haben ihre ursprüngliche Lage behalten. Die sich dunkel färbenden Drüsenzellen haben sich zu vier Häufchen gruppiert. Die Mehrzahl derselben liegt parietal. Aus ihnen gehen die späteren Parietaldrüsen hervor. Das zweite Häufchen umgiebt den Ösophagus und liefert die zwei oben erwähnten Ösophagealdrüsen. Das dritte und vierte Häufchen findet man an den Seiten des Darmes. Sie umgeben die sechs Drüsengänge und liefern die späteren Hakendrüsen und die kleineren central gelegenen Zellen der Kopfdrüsen. Den Kopfdrüsengang sammt den ihn umgebenden Drüsenzellen konnte ich beinahe an der ganzen Länge des Darmes verfolgen.

Die dritte Art der Drüsenzellen, welche sich in Folge ihrer beträchtlichen Größe leicht von den übrigen Zellen unterscheiden, haben an Zahl zugenommen. Jedoch sind sie noch nicht in nähere Beziehung zu den Kopfdrüsengängen getreten.

Allgemeines über die Drüsen. Aus der oben angegebenen Darstellung ergibt sich, dass die Parietaldrüsenzellen, die Zellen der Hakendrüsen und die kleinen sich dunkel färbenden Zellen der Kopfdrüsen aus vollkommen gleichartigen Zellen entstehen. Ob späterhin eine physiologische Differenzirung eintritt, will ich dahingestellt sein lassen. Die großen Zellen der Kopfdrüsen haben ursprünglich mit diesen Zellen nichts zu thun. Erstere gehen sicherlich aus den großen Zellen hervor, welche schon bei den Embryonen deutlich zu sehen sind. Ich habe die Entwicklung dieser Zellen in vollständiger Reihe nicht verfolgen können. Nach dem Embryo fehlen mir einige Stadien, weil, wie schon erwähnt, die Larven schon vor der Konservirung abgestorben waren, und die Präparate keine zuverlässigen mikroskopischen Bilder geben konnten. Doch deutet das mikro-

skopische Aussehen und die Anordnung jener großen Zellen auf eine Zusammengehörigkeit mit den bei den Embryonen gefundenen großen Zellen hin. Eben so habe ich die Umbildung, welche die fraglichen Zellen vom dritten (wo sie auf den Kopftheil beschränkt sind) zum vierten Stadium (wo sie den Kopfdrüsengang in ihrer ganzen Länge umgiebt) erleiden, nicht verfolgen können. Doch lassen die auffallende Ähnlichkeit zwischen den großen Zellen beider Stadien, die gleiche Färbbarkeit und die auffallenden Unterschiede zwischen ihnen und den kleinen Drüsenzellen gar keinen Zweifel über ihre Identität aufkommen. Wir haben demnach in den Kopfdrüsen mit zwei sowohl hinsichtlich ihrer Entstehung als auch ihres Baues verschiedenen Zellenarten zu thun.

## 5. Geschlechtsorgane.

### *Männliche Geschlechtsorgane.*

Die männlichen Geschlechtsorgane bestehen, wie seit LEUCKART bekannt, aus folgenden Theilen: 1) einem Hoden, der bei unserer Art einfach ist, 2) einem Muttermund mit paarigen Kanälen, 3) einer Y-förmigen Samenblase, 4) zwei Propulsionssäcken, 5) zwei Vasa deferentia, 6) zwei sog. Cirruszwiebeln, 7) zwei Cirri, 8) zwei Cirrustaschen, 9) zwei sog. Chitinzapfen oder Zungen, 10) zwei Cirrusgängen und 11) einer unpaaren Geschlechtsöffnung.

Der Hoden (Fig. 22 und 48) beginnt ca. 0,25 mm vom Hinterkörperende entfernt, zieht dann dorsal vom Darne in gerader Richtung nach vorn und endigt ungefähr in der Mitte des Körpers. Er stellt ein sackartiges, gewöhnlich in dorso-ventraler Richtung abgeplattetes unpaares Gebilde vor, dessen Lumen sehr unregelmäßig ist. Zur Vergrößerung seiner Oberfläche springen von der Hodenwand Falten in den Innenraum vor. Sehr merkwürdig ist die Thatsache, dass diese Falten in beschränkter, aber ziemlich konstanter Zahl vorkommen. Gewöhnlich sind es deren zwei (Fig. 48), eine große und eine kleinere, welche beinahe einander gegenüberstehen. Wenn man in Betrachtung zieht, dass die Hoden bei *P. taenioides* stets in der Zweizahl vorhanden sind, dann könnte man geneigt sein, diese Falten als Andeutung einer beginnenden Zweitheilung zu betrachten. Das Hodenepithel bildet eine einfache Zellenschicht; die Zellen vermehren sich durch endogene Theilung, so dass gewöhnlich eine große Anzahl von Tochterzellen (bis ca. 20) von einer gemeinschaftlichen Hülle, der Zellhaut der Mutterzelle, umgeben ist. Hierdurch gewinnt das Epithel eine sehr unregelmäßige Oberfläche. Die äußere Hülle des Hodens bildet eine ziemlich starke Tunica propria, welche wiederum vom Bindegewebe



umgeben ist. Diese bindegewebige Hülle ist sehr dünn und in dem hinteren Theile des Hodens fehlt sie gänzlich. Sie ist nur die Fortsetzung des Aufhängebandes, welches den Hoden in seiner ganzen Länge mit der Körperwand verbindet. Muskulöse Elemente konnte ich, im Gegensatz zu früheren Autoren, in dem Ligamentum suspensorium nicht auffinden. Vorn geht der Hoden in die Leitungswege über, welche nach meinen Untersuchungen beträchtlich complicirter sind als dies von früheren Autoren beschrieben wurde.

Muttermund (Fig. 22, 44). Von der Samentasche aus springt in den Hoden ein dreitheiliger Zapfen (Durchmesser jedes Theiles ist 0,8 mm) hinein. Diese drei Zapfen begrenzen zwei Spalten, welche durch Entgegenwachsen ihrer Ränder bald zu einem 4  $\mu$  breiten Kanale sich abschließen. Dieser eigenartige Apparat ist der Muttermund (Epididymis, DIESING) des Hodens. Beide 0,067 mm langen Kanäle des Muttermundes führen in die Vesicula seminalis (Samentasche) hinein. Der Anfangstheil (0,07 mm lang, 0,004 mm breit) der Samentasche ist unpaar. Alsdann spaltet sie sich in zwei 2,3 mm lange Schenkel, welche den Darm umfassen und dabei etwas in die großen Kopfdrüsen einsenken; der Endtheil der beiden Schenkel engt sich ein, biegt nach hinten um und mündet in die Propulsionsschläuche ein (Fig. 22). Die Samenblasenwand besteht aus drei Schichten: einer einfachen (0,04 mm) Epithellage, einer sehr zarten Tunica propria und einer 0,02 mm dicken äußeren Schicht indifferenter Bindegewebszellen. Bei der Larve ist die Samentasche so unbedeutend, dass einige Forscher LEUCKART entgegen ihre Funktion als Vesicula seminalis wegleugneten und jene Propulsionssäcke als eigentliches Samenreservoir bezeichneten. Das in der That die LEUCKART'sche Bezeichnung Samenblase vollkommen richtig gewählt ist, werden die weiteren Schicksale des fraglichen Organs bestätigen.

Propulsionsschläuche (Fig. 22, 38). Die 4,3 mm langen Propulsionsschläuche sind auf diesem Stadium nur wenig dicker als die Vasa deferentia, und von ihnen histologisch nicht zu unterscheiden; sie sind eigentlich nichts Anderes als die blinden nach hinten verlaufenden Fortsätze der Vasa deferentia. Die 0,48 mm langen Samengänge (Fig. 22, 38) bilden die direkte Fortsetzung der Propulsionsschläuche und gehen in die beiden sog. Cirruszwiebeln über.

Cirruszwiebeln (Fig. 22, 38, 39). Die Cirruszwiebeln sind 0,35 mm lange Einstülpungen der Wand der Geschlechtskloake; ihr großes Lumen (0,06 mm) ist nur die Fortsetzung des weit kleineren (0,046 mm) Lumens des Vas deferens und mündet durch eine sehr kleine Öffnung (Fig. 38) in die Geschlechtskloake ein. Der Querschnitt

Fig. 39 einer Cirruszwiebel zeigt drei konzentrisch angeordnete Zellenlagen. Die innerste Lage begrenzt das Lumen der Cirruszwiebel; die mittleren und äußeren Zellschichten begrenzen eine ringförmige Fortsetzung der Geschlechtskloake. Ventral von diesem Apparate liegen symmetrisch zur Körperachse zwei Ausstülpungen der Geschlechtskloake, die sog. Zapfenscheiden (Fig. 22, 38, 39). Mit der unteren Hälfte sind sie mit der äußeren Schicht der Cirruszwiebel verwachsen. Sie enthalten je einen Chitinzapfen (LEUCKART, Zunge, LOHRMANN), der nach LEUCKART und LOHRMANN dazu dienen soll, die Cirren nach der Begattung wieder in die Cirrustaschen hineinzuholen. HOYLE nimmt an, dass dieser Stab dazu diene, die äußeren Geschlechtswege zu erweitern, damit der Cirrus unbehindert nach außen treten könne. Ferner schließt HOYLE die Möglichkeit nicht aus, dass er als Begattungsorgan funktionieren könne, weil ja bei *P. protelis* (einer Larvenform) der Cirrus fehle. Das untere Ende der Zunge ist in zwei seitliche Loben gespalten und in seinem Inneren sind die später mächtig entwickelten Muskeln schon mehr oder minder differenziert. Median und ventral von den Cirruszwiebeln liegen zwei blasenförmige Ausstülpungen der Geschlechtskloaken, die Cirrustaschen (Fig. 22, 38, 39) (ca. 0,17 mm lang und 0,13 mm im Durchmesser). Die Cirruszwiebel, Cirruszapfen, Cirrustasche und der Ausführungsgang einer zuerst von LOHRMANN beschriebenen Drüse münden in einen gemeinsamen Raum, welchen LEUCKART die Geschlechtskloake genannt hat. Die beiden Geschlechtskloaken setzen sich in zwei 0,2 mm lange gebogene Kanäle fort, um vermittels einer gemeinsamen, median gelegenen Geschlechtsöffnung nach außen auszumünden. Die Cirri sind auf diesem Entwicklungsstadium nicht vorhanden.

Der ganze Geschlechtsapparat ist von einem indifferenten bindegewebeartigen Gewebe umgeben, dessen Elemente zum Theil schon sich in Muskeln umgewandelt haben. Eben so werden die Propulsionssäcke, Vasa deferentia, Cirruszwiebel, Zapfentasche, Cirrustasche, Geschlechtskloaken und Ausführungskanäle von einer niedrigen Epithelschicht ausgekleidet, die nach innen eine sehr dünne Cuticula ausgeschieden hat. Trotz der großen histologischen Unterschiede, welche späterhin zwischen Vas deferens und Propulsionsschlauch obwalten, stimmen sie auf diesem Entwicklungsstadium in ihrem feineren Baue überein.

Bei dem geschlechtsreifen *P. proboscideum* hat sich der Genitalapparat, besonders seinem histologischen Aussehen nach, sehr verändert.

Hoden. Der Hoden ist beträchtlich gewachsen. Anstatt jener

beiden tiefen einander gegenüberstehenden Falten zeigt seine Oberfläche eine sehr deutliche aber ganz unregelmäßige Faltung. Sein Lumen ist mit den Geschlechtsprodukten, wie LEUCKART schon eingehend beschrieben hat, vollständig ausgefüllt. Die verschiedenen Entwicklungsstadien liegen bunt durch einander, so dass man auf Querschnitten oft Ursamenzellen, Samenzellen und Spermatozoen beisammen findet. Die Tunica propria des Hodens ist  $2\ \mu$  dick. Auf der Außenfläche fehlen die Bindegewebszellen fast vollständig, so dass der Hoden ohne jegliche Umhüllung frei in der Leibeshöhle liegt. Mit der Leibeshöhle aber ist er durch ein schwaches Aufhängeband verbunden. Der Muttermund ist gegen den der Puppe beträchtlich gewachsen, hat aber sonst seine Gestalt nicht geändert. In histologischer Hinsicht ist zu bemerken, dass daran einzelne Muskelfasern deutlich zu erkennen sind. Sie durchziehen in verschiedener Richtung das indifferente Bindegewebe, jedoch sind die dorsoventralen Fasern die vorwaltenden. Die Samenblase hat sich inzwischen bedeutend vergrößert und enthält jetzt eine unzählige Menge fadenförmiger Spermatozoen. Die Kommunikation mit dem Propulsionssack wird durch einen sehr engen Kanal vermittelt, der abwärts läuft und unmittelbar hinter jener Stelle, wo der Propulsionsschlauch mit dem Vas deferens sich verbindet, in ersteren einmündet. LOHRMANN führt an, dass LEUCKART in seiner Schilderung des männlichen Geschlechtsapparates der Pentastomen, die Samenblase direkt in das Vas deferens einmünden lasse. In der That trifft dies zu (LEUCKART, l. c., p. 74); durch einen Blick auf Taf. II, Fig. 9, 11 und 12 (Bau und Entw., LEUCKART) wird man aber davon überzeugt, dass LEUCKART die topographischen Verhältnisse ganz richtig aufgefasst, und nur bei der Schilderung sich versehen hat.

In dem  $7\ \mu$  hohen Epithel, welches die Samenblase auskleidet, konnte ich die Zellgrenze nicht deutlich unterscheiden. LEUCKART schreibt diesem Epithel eine drüsige Natur zu. Ich fand hingegen, dass diese Schicht sich aus ziemlich flachen Zellen zusammensetzt. Auf der Außenfläche der Epithelschicht zieht eine  $2\ \mu$  dicke Membrana propria hin, welche wiederum von einer  $16\ \mu$  dicken Lage bindegewebiger Zellen umhüllt wird. In dem Bindegewebe findet man eine Schicht sich kreuzender diagonalen Muskelfasern, an denen ich eine deutliche Querstreifung erkennen konnte. LEUCKART (l. c., p. 74) und LOHRMANN (l. c., p. 28) beschrieben bei *P. taenioides* einfache Ringmuskeln. Bei *P. proboscideum* habe ich jedoch nur spiralig angeordnete Fasern gefunden. Die Muskelbänder sind ziemlich breit, aber nicht sehr dick.

Der Propulsionsschlauch ist gegen früher viel größer geworden. LEUCKART hat auf seiner Innenfläche eine dicke Cuticula gesehen,



deren Anwesenheit LOHRMANN jedoch (bei *P. taenioides*) entschieden in Abrede stellt. Ob LOHRMANN Recht hat, kann ich nicht entscheiden. Bei *P. proboscideum* dagegen fand ich eine sehr dünne Cuticula, welche das Epithel begrenzte. Letztere zeigt nach innen vorspringende Erhebungen, welche ziemlich regelmäßige longitudinale und transversale Reihen bilden. Auf das Epithel folgt eine sehr dicke ( $3\ \mu$ ) Tunica propria, die dem Propulsionssack die nöthige Festigkeit verleiht. Dieser Schlauch ist von einer Lage sehr eigenartiger und quergestreifter Längsmuskeln umgeben. Betrachtet man einen Querschnitt durch dieses Organ, so konnte man diese äußere Hülle für eine Lage radial gestellter Drüsenzellen halten, Längsschnitte und Quetschpräparate dagegen belehren uns, dass wir es hier mit radial und cirkulär gestreiften Muskeln zu thun haben. Der Muskelschicht liegen einige fast cuboide Zellen von offenbar bindegewebiger Natur auf. Das 1 m lange Vas deferens unterscheidet sich in seinem histologischen Bau jetzt sehr deutlich von dem Propulsionsschlauche. Der  $30\ \mu$  weite Kanal wird von einer dünnen Cuticula begrenzt. Nach außen folgt die  $40\ \mu$  dicke Matrix. Auf dieser Epithelschicht lagert eine 0,08 mm dicke Lage großer Drüsenzellen (Nuclei  $40\ \mu$ ). Die feinen Röhrchen ( $2\ \mu$  im Durchmesser), welche nach LOHRMANN (l. c., p. 29) die Chitinschicht bei *P. taenioides* durchbohren und der Leitung des Sekretes dienen, habe ich bei *P. proboscideum* nicht finden können.

Nicht minder hat sich der übrige Theil der Geschlechtsausführungsgänge verändert. Ich will zunächst mit der Beschreibung des Chitinzapfens (Fig. 40—43) beginnen. Er liegt wie bei den Larven ventral und seitlich von der Cirruszwiebel und ist in seiner unteren Hälfte fest damit verbunden. Der obere Theil aber ragt frei in die Leibeshöhle hinein und bietet Insertionspunkte für jene Muskeln, welche ihn mit der Körperwand verbinden. Die eigentliche Zunge liegt in der Scheide und ist mit ihrem oberen und medianen Theile an letzterer angewachsen. Die innere Wand der Scheide, sowie die äußere Wand der Zunge sind von einer  $7\ \mu$  dicken gelben Chitinlage umgeben (Fig. cit.). Am unteren Ende des Zapfens geht von der äußeren Chitinhaut ein Chitinstreifen nach innen hinein, an den sich die Muskeln ansetzen, welche zur Verkürzung dieser Zunge Verwendung finden. Schon bei der Beschreibung der Zapfen der ausgebildeten Larve habe ich hervorgehoben, dass das untere Ende der Zunge zwei zapfenartige Hervorragungen trägt. Diese sind bei den Geschlechtsthieren weit mächtiger entwickelt und umfassen ein mittleres zwischen ihnen liegendes Gebilde (Fig. 43). Die Cuticula, welche diese Theile bedeckt, ist viel dünner (ca.  $1\ \mu$ ) als die Cuticula der Zunge. Direkt unter der

Cuticula sieht man eine einfache Epithelzellenschicht sich ausbreiten. Das Innere der Chitinzapfen wird von quergestreiften Muskeln und Bindegewebe ausgefüllt. Die Muskeln verlaufen von dem oben beschriebenen Chitinstücke aus, welches in das Innere des Zapfens einragt, nach oben zu der Chitinhüllung des unteren Theiles der Zunge. Die Chitinscheide ragt bisweilen in die äußere Geschlechtsöffnung hinein (Fig. 40). Das untere Ende des Zapfens ist an der dorsalen Seite etwas ausgehöhlt. Nach oben spaltet sich die Chitinhülle, so dass eine konische, nach oben sich erweiternde Rinne entsteht. Von den Rändern der Rinne erheben sich zwei dünne Blätter (Fig. 42), die allmählich einander entgegenwachsen und schließlich mit ihren freien Rändern verwachsen. Die auf diese Weise entstandene Röhre ist die direkte Fortsetzung der äußersten Schicht der Cirruszwiebel. In der Mitte liegt der aus zwei Schichten bestehende Cirrus. Vergleicht man die auf einander folgenden Durchschnitte, so kann man sich leicht überzeugen, dass die beiden Schichten des Cirrus in die zwei inneren Epithelschichten der Zwiebel übergehen. Die Cirruszwiebel ist sehr schlank; ihr centraler Raum ist verhältnismäßig sehr eng geworden. Das ringförmige Lumen zwischen der äußeren und den beiden inneren Schichten ist kaum noch zu erkennen (Fig. 40, 41).

Der Cirrus ist die direkte Fortsetzung der Cirruszwiebel. Nach VAN BENEDEN soll der Cirrus den Körper an Länge mehrfach übertreffen, während LEUCKART ihn bei *P. taenioides* höchstens 12—14 mm lang, bei *P. oxycephalum* 6—7 mm lang gefunden hat. Direkte Messungen an mehreren Cirri von *P. proboscideum* haben mir gezeigt, dass er hier gegen 20 mm lang ist. Er liegt in Ruhe in dem Cirrusbeutel und besteht aus zwei concentrisch gelegenen ( $3\ \mu$ ) Chitinhäuten, welche auf ihrer freien Fläche etwas rauh sind und ein Lumen von 0,04 mm Durchmesser besitzen. Das distale Ende des Cirrus ist löffelartig abgeplattet. LEUCKART hat den Cirrus als vierschichtig beschrieben; nach LOHRMANN soll er zweischichtig sein. Wenn wir den histologischen Bau der Cirruszwiebel, wie ich ihn oben geschildert habe, mit den LEUCKART'schen Angaben über die Entwicklung des Cirrus vergleichen, so werden die Unterschiede zwischen der LEUCKART'schen und der von LOHRMANN und mir gegebenen Beschreibung ohne Weiteres ihre Erklärung finden. Nach LEUCKART wächst nämlich das untere freie Ende der Cirruszwiebel, welche, wie ich oben gezeigt habe, aus zwei eng an einander liegenden Epithelschichten, die auf ihren freien Flächen eine dünne Cuticula abgeschieden haben, besteht, in einen langen Fortsatz aus. Danach scheiden die Epithelien zwei noch stärkere Chitinschichten ab. Augenscheinlich gehen die Chitinogenschichten später zu Grunde oder wandeln

sich direkt in Chitin um, wie es mir in der That nach LEUCKART's Angaben höchst wahrscheinlich erscheint, und es bleiben alsdann nur die beiden Chitinschichten. LEUCKART (l. c., p. 80) hat seiner Zeit schon angegeben, dass der Cirrus in einer früheren Entwicklungsperiode nur aus zwei über einander liegenden Schichten, einer äußeren, hellen und strukturlosen Membran, und einer darunter liegenden Zellschicht besteht; er führt ferner an, dass diese Zellen späterhin bis auf die Kerne verschwänden, und dass die beiden Lagen dann in gewissem Grade einander ähnlich werden. Ohne Mikrotomschnitte konnte er auf den früheren Entwicklungsstadien natürlicherweise die zweite Epithelschicht nicht unterscheiden. Nachdem die Nuclei verschwunden waren, war das leichter. LEUCKART hat also den Cirrus eines Thieres untersucht, welches nicht so weit entwickelt war, als die von LOHRMANN und mir untersuchten Exemplare. Die beiden mittleren Schichten LEUCKART's sind die noch nicht ganz verschwundenen beiden Epithelien des Cirrus, die zwei äußeren Schichten LEUCKART's entsprechen den zwei von LOHRMANN und mir gesehenen Chitinschichten.

Im zweiten Stadium waren die Geschlechter schon durch die Lage der äußeren Geschlechtsöffnung leicht zu unterscheiden. Der Hoden ist ein einfacher hohler Kanal; die Samenblase konnte man um den Darm herum verfolgen. Ferner war es nicht schwer im unteren Theile des Geschlechtsapparates einige Differenzirungen wahrzunehmen, obgleich man in ihnen die späteren Organe noch nicht erkennen konnte.

Im dritten Stadium ist der männliche Geschlechtsapparat ziemlich weit entwickelt. Von den Theilen, welche bei der ausgebildeten Larve beschrieben worden sind, waren alle mit Ausnahme des Muttermundes des Hodens deutlich zu erkennen.

Allgemeines über das Männchen. Die beiden Kanäle, welche ich schon oben als Verbindungsgänge zwischen dem Hoden und der Samenblase beschrieben habe, wurden schon früher von HOYLE (l. c., p. 182) bei *Protelis* und von LOHRMANN (l. c., p. 32) entdeckt. HOYLE glaubt aus der Anwesenheit zweier Kanäle schließen zu dürfen, dass die Einzahl der Hoden bei den meisten Pentastomen auf eine ursprüngliche Zweizahl zurückzuführen sei, wie dies bei *P. taenioides* zeitlebens bleibt. Ich will es dahingestellt sein lassen, ob diese Ansicht richtig ist, und nur folgende Thatsachen anführen, welche allerdings nicht besonders zu Gunsten der obigen Hypothese sprechen. Der Hoden bei *P. proboscideum* ist in sehr jungen Thieren ( $4\frac{1}{2}$  Wochen alt) ein einfacher Schlauch, welcher in der Medianlinie gelegen ist; die Falten treten erst viel später auf. Ferner haben sämmtliche bis jetzt näher untersuchte Pentastomen, mit Ausnahme von *P. taenioides*, nur einen



einzigsten unpaaren Hoden; das Ovarium ist bei allen bis jetzt bekannten Arten in der Einzahl vorhanden. Die Thatsache aber, dass (nach LANG, Lehrbuch, p. 555) »die beiden Keimdrüsen der Acarinen in verschiedener Weise zu einer einzigen verschmelzen, die bisweilen noch die ursprüngliche Duplicität erkennen lässt; die Leitungswege aber in größerer oder geringer Ausdehnung getrennt bleiben«, würde für die HOYLE'sche Hypothese sprechen.

Bei der Beschreibung der Histologie der ausgebildeten Larve bemerkt man, dass der Hoden und die Samentasche von einem Epithel mit Basalmembran (äußerer Cuticula), dagegen der Propulsionssack, Vas deferens und untere Theile des Geschlechtsweges von einem Epithelium mit innerer Cuticula ausgekleidet ist. Dies deutet darauf hin, dass die erstgenannten Organe ursprünglich als innere Organe des Körpers angelegt sind; dass die anderen aber als Einstülpungen der äußeren Körperwand zu betrachten sind, indem das Epithelium die Fortsetzung der Hypodermis, die innere Cuticula die Fortsetzung der Cuticula des Körpers vorstellen.

HOYLE (l. c., p. 183) behauptet, dass die Vesicula seminalis bei *P. protelis* in keiner Verbindung mit dem Propulsionssack stehen. Indessen ist schon oben angegeben, dass bei unserer Species, sowie bei *P. taenioides* die Verbindung durch einen kleinen nach hinten gerichteten Kanal vermittelt wird. Ich vermute, dass dies auch bei *P. protelis* der Fall ist, dass aber dieser Kanal in Folge der schlechten Konservirung des Untersuchungsmaterials nicht deutlich sichtbar war.

#### *Weibliche Geschlechtsorgane.*

Der Genitalapparat des Weibchens besteht aus 1) einem unpaaren Ovarium, 2) paarigen Eileitern, 3) paarigen Receptacula seminis, 4) einer unpaaren Vagina (Uterus).

Das unpaare Ovarium wie der Hoden liegt dorsal von dem Darne und wird an der Körperwand vermittle eines Mesenteriumblattes befestigt. Es beginnt in der Nähe des hinteren Körperendes und verläuft in gerader Richtung nach vorn, bis ungefähr zur Körpermitte. Der Kanal liegt wie bei *P. protelis* excentrisch, indem dorsal mehrere Lagen von Zellen, ventral aber nur eine einzige Zellenlage sich findet. Der Durchmesser des Ovariums ist 0,038 mm. Die 40  $\mu$  großen Zellen (Nuclei 4  $\mu$ ) werden von einer dünnen Membrana propria umgeben. Vorn spaltet sich das Ovarium in die paarigen Oviducte, welche ebenfalls an der Körperwand durch ein Mesenterium befestigt sind. Sie umgeben den Darm und die großen Drüsenkörper, laufen dann nach vorn und unten und vereinigen sich zu einem kurzen unpaarigen, nach

hinten verlaufenden Stücke. Histologisch sind die Oviducte vom Ovarium nicht zu unterscheiden. Nach kurzem Verlaufe aber verwandelt sich das dorsal gelegene geschichtete Epithel in eine einfache Zellenlage um, wodurch der Kanal eine centrale Lage annimmt. In den Mesenterien sind keine Muskelzellen vorhanden. Der unpaare Theil des Eileiters verläuft von vorn nach hinten. Von der Fläche gesehen zeigt er eine uterusähnliche Form. Sein Querschnitt ist kreisrund. Eine einfache  $10\ \mu$  hohe Epithelschicht (Nuclei  $4\ \mu$ ) kleidet ihn innen aus. Vorn hat sein Lumen einen Durchmesser von  $0,054\ \text{mm}$ , nach hinten aber nimmt er an Dicke ab, bis er schließlich kaum mehr als  $0,01\ \text{mm}$  im Querschnitt misst. Er mündet an der Ventralseite in den oberen etwas erweiterten  $0,029\ \text{mm}$  dicken Theil der Vagina ein.

Die Vagina ist ein cylindrischer Kanal, welcher bei der Puppe von dem unpaaren Abschnitte des Eileiters gerade nach hinten dem Darne entlang verläuft, und am aboralen Ende des Körpers dicht neben dem After nach außen mündet.

Histologisch besteht sie aus einem einfachen kernhaltigen,  $17\ \mu$  hohen Epithel, das nach innen eine Cuticula abgeschieden hat. Diese Cuticula wird bei der Häutung mit abgestoßen. Öfters findet man solche Thiere, bei denen die Cuticula zwar von ihrer Matrix abgehoben, aber noch nicht ausgestoßen ist. Auf der Außenfläche des Epithels habe ich keine Membrana propria unterscheiden können; dagegen findet man hier eine  $8\ \mu$  dicke Bindegewebszellenlage. LEUCKART und LOHRMANN beschreiben am Endtheile der Vagina einige große Zellen. LEUCKART sah in ihnen Ganglienzellen, LOHRMANN Drüsenzellen. Drüsenzellen habe ich zwar auch am Enddarme gefunden, aber nie an der Vagina. Die Vagina steht in keinem Zusammenhange mit der Leibeshaut oder mit dem Darne, ausgenommen dessen Endtheil. Zwar sieht man Drüsenzellen zwischen Darm und Vagina liegen, selbige gehören aber, wie man sich leicht überzeugen kann, nicht zu der Vagina, sondern zu dem Enddarme (*P. proboscideum*).

Ventral von der Einmündungsstelle des unpaaren Eileiters erweitert sich die Vagina etwas. Zwei flächenförmige Blindsäcke, welche zusammen die Form eines Halbmondes aufweisen, münden hier ein.

Die Samentaschen wurden in früherer Zeit, als die Männchen noch unbekannt waren, vielfach für Hoden gehalten, aber später wurde ihre Funktion richtig erkannt (VAN BENEDEN u. A.). VALENTIN war es, der zuerst darin Samenfäden auffand. Bei *P. proboscideum* wie bei anderen Pentastomen stellen sie zwei (Fig. 23) rechts und links von dem unpaaren Eileiter gelegene Blasen vor. Hinten laufen sie in einer abgerundeten Spitze aus. Vorn und median, an der Ausmündungsstelle

der Samenblase, ist die Wand etwas eingestülpt. Zuerst glaubte ich, dass diese Einstülpung nur eine Schrumpfungerscheinung war, bin von der Idee aber abgekommen, weil die Einstülpung konstant vorhanden ist, und immer an derselben Stelle gefunden wird. Bei den geschlechtsreifen Thieren ist diese Invagination auch zu sehen, aber sie ist etwas flacher. Von der Mitte des eingestülpten Theiles geht der Ausführungsgang bogenförmig medianwärts und mündet in das obere Ende der Vagina ein. Er besteht aus zwei Abschnitten. Der vordere derselben bildet einen dünnen Kanal (0,4 mm lang, 0,02 mm dick), der in den weit dickeren medianwärts gebogenen Abschnitt übergeht (0,43 mm lang, 0,05 mm breit). Die Samentasche wird von einer einfachen Lage 0,04 mm (Nuclei 0,004 mm) hoher Epithelzellen ausgekleidet, die von einer äußerst dünnen Cuticula bedeckt wird. Auf der Außenfläche der Zellen habe ich keine Basalmembran sehen können. Die Ausführungsgänge besitzen dieselbe histologische Struktur wie die Samenblase. Muskelelemente sind nicht nachzuweisen; dagegen giebt es hier eine dicke Lage Zellen, welche die Geschlechtsorgane umgeben, die aber von den Bindegewebszellen nicht zu unterscheiden sind; manchmal sind sie platt gedrückt, so dass ihre Zellenmembranen dicht an einander liegen. Es sind dies wahrscheinlich jene Bildungen, welche als Nervengeflecht beschrieben worden sind.

LEUCKART und LOHRMANN beschreiben einige große Drüsenzellen auf den Samengängen von *P. taenioides*, an denen beide Forscher keine Ausführungsgänge finden konnten. Bei der Larve unseres *P. proboscideum* habe ich niemals solche Drüsenzellen gefunden, wohl aber bei den ausgebildeten Thieren. Sie sind von den Parietaldrüsenzellen nicht zu unterscheiden.

Bei den mit Embryonen gefüllten ausgebildeten Thieren haben die weiblichen Genitalien ein völlig anderes Aussehen angenommen. In dem Ovarium befinden sich die verschiedensten Entwicklungsstadien der Eier, die LEUCKART schon zur Genüge beschrieben hat. In den paarigen Eileitern trifft man zahlreiche ausgebildete Eier. In dem unpaaren Abschnitt aber habe ich jedoch niemals Eier gefunden. Die zwei Samenreservoirs sind mit Samen gefüllt. Frühere Autoren beschreiben eine dicke Lage von Muskeln, welche die Samentasche und Ausführungsgänge umgeben sollen. Durch die Ausdehnung, welche das Receptaculum erfahren hat, sind die Bindegewebszellen, welche die äußere Hülle bilden, stark abgeplattet worden, so dass sie jetzt das Aussehen einer starken Muscularis angenommen haben; sie sind aber keine muskulösen Elemente; dicht auf dem Epithel aber, in welchem man jetzt keine Zellengrenzen mehr unterscheiden kann, befindet



sich eine Anzahl äußerst feiner sich unregelmäßig kreuzender Fasern, welche ich als Muskeln ansehen möchte.

Die Vagina ist zum Fruchthälter geworden. Sie hat sich außerordentlich in die Länge gestreckt und übertrifft den Körper an Länge um das 13fache (sie wird ca.  $\frac{2}{3}$  m lang). Ihre zahlreichen Windungen füllen den Leibesraum vollständig aus und verdrängen alle die anderen Organe aus ihrer ursprünglichen Lage. In ihrer Wand sieht man außer dem niedrigen Epithel, der Cuticula und der Bindegewebshülle noch zwei Systeme sich rechtwinkelig kreuzende Muskelfasern, ein Longitudinalsystem und ein Ringfasersystem. Der untere Theil der Vagina besitzt eine bedeutendere Dicke. Das Epithel zeigt mehrere nach innen vorspringende Falten, welche durch die verschiedene Größe der Epithelzellen bedingt werden. Die Cuticula hat sich in hohem Maße verdickt.

Im zweiten Stadium waren alle die verschiedenen Theile des Genitalsystems noch nicht gut zu unterscheiden. Dorsal vom Darne sah man ein  $16\ \mu$  dickes Rohr, das offenbar die Geschlechtsdrüse vorstellt. Nach LEUCKART ist die erste Anlage der Keimdrüsen ein solider Strang; hier ist sie schon hohl geworden. Das Lumen beträgt  $5\ \mu$ ; die Wand besteht aus kleinen Zellen (Nuclei  $6\ \mu$ ), deren Grenzen nicht deutlich zu erkennen sind. Nach vorn theilt sich dieses Rohr in die zwei Oviducte. Die Receptacula habe ich nicht mit Bestimmtheit nachweisen können, dagegen konnte ich die Vagina deutlich erkennen.

Im dritten Stadium konnte ich aber alle die verschiedenen Abschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates erkennen (Fig 17).

Allgemeines über die beiden Geschlechter. Nach LEUCKART sollen die beiden Geschlechter sich zuerst gar nicht unterscheiden lassen. Die Geschlechtsöffnung liegt unmittelbar hinter dem Munde, wie dies später bei den Männchen der Fall ist. In der Entwicklung nun soll bei den Männchen der ventrale zwischen der Geschlechtsöffnung und dem After gelegene Theil außerordentlich schnell wachsen, derjenige Abschnitt aber, welcher zwischen der Geschlechtsöffnung und dem Munde liegt, soll nur wenig wachsen. Beim Weibchen soll nur jenes Stück zwischen der Geschlechtsöffnung und dem Munde an Größe zunehmen, so dass die Ausmündungsstelle der Vagina immer mehr und mehr in die Nähe des Anus zu liegen kommt. Auf diese Weise erklärt LEUCKART die Lage der männlichen und weiblichen Geschlechtsöffnung. Ich möchte hier nochmals betonen, dass schon die Thiere des zweiten Stadiums (*P. proboscideum*) durch die Lage ihrer Geschlechtsöffnung als Männchen und Weibchen zu erkennen sind. Über die Lage der Geschlechtsöffnung im ersten Stadium kann ich nichts angeben, weil

das Material zu schlecht konservirt war. Wenn trotzdem Umänderungen in der Lage der Geschlechtsöffnung, wie sie LEUCKART für *P. taenioides* beschrieb, auch bei *P. proboscideum* stattfinden sollen, so müssen selbige außerordentlich frühe (also vor der vierten Woche) sich abspielen.

## 6. Muskeln.

Die Pentastomen besitzen drei Systeme von Körpermuskeln:

1) Ringmuskeln, 2) Längsmuskeln, 3) Diagonalmuskeln.

Hinsichtlich des Baues der Ring- und Längsmuskulatur stimme ich mit früheren Autoren vollständig überein; dagegen lieferte mir die Untersuchung der Diagonalfasern Resultate, welche sich theilweise mit den früheren Angaben nicht in Einklang bringen lassen.

**Ringmuskeln.** Die Ringfaserschicht breitet sich dicht unter den Hypodermiszellen aus; sie werden nicht genau in einer Ebene, welche rechtwinkelig zu der Längsachse des Körpers gestellt, sondern schief von vorn und oben (dorsal) nach hinten und unten. Die Muskeln befinden sich eben sowohl interannular als auch intraannular.

**Längsmuskeln.** Auf die Ringmuskelschicht folgt nach innen eine etwas kräftiger ausgebildete Lage von Längsmuskeln. Vorn ist diese Schicht am dicksten. Nach hinten nimmt die Zahl der Muskelfasern nach und nach ab. In der ventralen Medianlinie fehlen sie gänzlich; seitlich davon bis zu den Seitenlinien hinauf aber finden wir eine besonders kräftig entwickelte Muskulatur. Außerdem bemerkt man eine stärkere Ausbildung dieser Muskellage in der dorsalen Medianlinie.

**Diagonalmuskeln.** Wie LEUCKART schon richtig erkannt hat, giebt es zwei Systeme von Diagonalmuskelfasern. HOYLE hat bei *P. protelis* nur ein System gefunden. LOHRMANN stimmt LEUCKART bei, indem er eine äußere Lage, welche von vorn und oben, nach hinten und unten, eine innere Schicht, welche von hinten und oben, nach vorn und unten verläuft, beschreibt. Diese beiden Fasersysteme habe ich auch bei *P. proboscideum* gefunden. In dem vorderen Theile des Leibes, etwa auf der Höhe der Samenblase, nehmen diese Muskeln fast einen dorsoventralen Verlauf an (Larve), aber nach hinten zu rückt die Insertionsstelle des oberen Endes allmählich seitwärts resp. ventralwärts.

Frühere Autoren haben hervorgehoben, dass diese schrägen Muskeln von Segment zu Segment verlaufen. Dies ist aber nicht immer der Fall. Die Fasern der inneren Schicht z. B., welche am vorderen Ende (also dorsal) entspringen, haben ihre ventralen Insertionen in dem

nächst vorderen Segmente. Diejenigen Fasern aber, welche dorsal in dem hinteren oder mittleren Theile eines Ringels entspringen, können ihre Insertion in demselben Ringel finden.

Die Angaben früherer Autoren über die Hakenmuskeln stimmen wenig mit einander überein. Nach einigen Autoren giebt es nur drei solche Muskeln, nach anderen aber gegen 16. Die Beschreibung von LOHRMANN (*P. taenioides*) ist am genauesten. Die Muskeln, welche ich am Hakenapparate von *P. proboscideum* gefunden habe, sind folgende:

a) *M. extensor unci*. Er ist ein fächerförmiger Muskel, der mit seinem breiten Ende von dem proximal ventralen Rande der Stützlammelle entspringt und sich an der proximalen dorsalen Verlängerung des Hakens ansetzt.

b) *M. retractor bursae ventralis* (*M. retractor unci ventralis*, LOHRMANN). Selbiger gehört zu den Längsmuskeln des Körpers und setzt sich an der ventralen Wand der Hakentasche an.

c) *M. protractor externus et internus*. Beide Muskeln entspringen an der Seite und dem Rücken der Tasche und verlaufen nach vorn und unten. Ungefähr in der Mitte spalten sie sich in zwei Bündel, die sich getrennt an der ventralen Bauchwand inseriren.

d) *Mm. retractores externi* ziehen, der eine von der Rückenfläche, der andere von der Seite des Thieres nach vorn und unten und setzen sich am Ende resp. an der Seite der Hakentasche an.

Ferner findet man noch drei Muskeln, die nicht immer scharf von einander abgegrenzt sind: die

e) *Mm. retractores interni*, welche sich zwischen der medianen Seite der Hakentasche und der Rückenfläche des Thieres ausspannen.

f) *M. protractor dorsalis* entspringt an der Dorsalfläche der Hakentasche, verläuft nach vorn und unten, der Rückenfläche derselben entlang und inserirt sich an der Körperwand.

g) *M. flexor interior et exterior* entspringen an der medianen Seite der Basis der Stützlammelle, ziehen dann nach vorn und unten und setzen sich an der unteren Begrenzung der Hakentasche (Flexorensehne LOHRMANN's) an.

h) Ferner sah ich ein starkes Muskelbündel von der hinteren Spitze des Stützapparates aus nach vorn und unten zur Bauchwand herablaufen. Es ist dies der *M. protractor ventralis*.

Die Muskeln des Darmtractus sind schon bei früherer Gelegenheit eingehend beschrieben worden. Wir betrachteten die Muskeln der Oberlippe als einen differenzirten Theil der Längsmuskulatur.



Schon bei dem dritten Stadium kann man ziemlich deutliche Körper- und Hakenmuskeln unterscheiden. In dem zweiten Stadium habe ich peristaltische Bewegungen des Magendarmes gesehen, doch konnte ich die muskulösen Elemente nicht deutlich erkennen.

Es ist schon durch die Angaben früherer Autoren genügend bekannt, dass die Muskeln der Pentastomen quergestreift und hohl sind. Nur die Muskeln des oberen Theiles (z. B. Samentasche) der weiblichen Geschlechtsorgane entbehren dieser Streifung.

## 7. Nervensystem.

Das Nervensystem lässt sich bei den ausgebildeten Thieren am besten studiren. Wie schon frühere Autoren beschrieben haben, besteht die Hauptmasse des Nervensystems aus zwei mit einander eng verschmolzenen Unterschlundganglienmassen. Oberschlundganglien fehlen gänzlich. Die meisten Autoren beschreiben eine vordere ringförmige Faserkommissur, welche von den Ganglien ausgeht und den Ösophagus umgiebt. BLANCHARD, HOYLE u. A. dagegen wollen zwei Kommissuren gesehen haben. Bei *P. proboscideum* fand ich nur eine einfache ziemlich dicke Kommissur, die von dem vorderen Theile der beiden median verschmolzenen Ganglienmassen ausging. Die beiden Ganglien bestehen aus central gelegenen Nervenfasern und peripherisch gestellten Ganglienzellen, welche wiederum durch eine Lage Fasern umhüllt werden. Ich habe mich überzeugt, dass einige dieser Fasern bindegewebiger Natur sind (die bindegewebige Hülle), während andere zweifellos echte Nerven darstellen. Ferner liegen einige Bindegewebszellen zwischen den Ganglienzellen zerstreut. Innerhalb beider Ganglien findet man sechs bis acht Bündel von Nervenfaserkommissuren, welche durch eben so viele Haufen Bindegewebe und Ganglienzellen von einander getrennt werden. Schon LEUCKART hat den Bau der Ganglien erkannt und sie als eine verkürzte und verschmolzene Bauchganglionkette gedeutet.

Folgende Nerven, welche von den Ganglionmassen abgehen, konnten deutlich unterschieden werden (Fig. 29).

I. Zwei Längsnerven gehen vom hinteren Rande des Ganglions aus nach hinten und lassen sich bis in die Nähe des Schwanzendes verfolgen. Anfangs liegen die Nervenstränge dicht neben einander und laufen in gerader Richtung zu den beiden Cirrustaschen ab. Auf Schnitten trifft man sie an der medianen Seite der beiden Cirrustaschen, resp. der *Receptacula seminis*. Hinter dem letzteren divergiren sie und laufen dann ungefähr in der Mitte der beiden ventralen Drüsensfelder einander parallel zum aboralen Leibespole (Fig. 47).

II. Zwei kleine Nerven gehen ferner von der oberen Fläche der vorderen Ganglionhälfte nach oben. Nach LEUCKART (l. c., p. 50) versorgen diese Nerven besonders die Rückenfläche des Pharynx. Bei *P. proboscideum* dagegen durchbrechen sie den Drüsenkörper, welcher den Ösophagus umgiebt, um dann den vorderen Theil des Magens zu innerviren.

III. Etwas hinter diesem Nervenpaare gehen vom Ganglion zwei ziemlich mächtige Nerven nach dem Magen empor. Es laufen diese Nervenstränge um die darüber liegende Drüse herum, oder durchbrechen dieselbe und verlieren sich in dem Bindegewebs- und Muskelüberzug des Darmes. Diese Nerven stellen die sympathischen Nerven VAN BENEDEN'S vor. LEUCKART hat richtig erkannt, dass die ganglionären Anschwellungen, welche diese Nerven besitzen sollen, nur Drüsenzellen sind.

Unterhalb der Abgangsstelle der Ringkommissur entspringen jederseits zwei hinter einander liegende Nerven. Das vordere Nervenpaar (IV) läuft um den Ösophagus herum, giebt einige Zweige an die Ösophaguswand ab. Weiter nach unten vereinigen sie sich zu einem Strang, der alsdann die Muskeln der Unterlippe innervirt. Diese beiden Nerven stellen ohne Zweifel jenes Gebilde vor, welches von einigen früheren Forschern als zweite Schlundkommissur betrachtet wurde. HOYLE hat diesen Nerv an Sagittalschnitten für einen Muskel gehalten (Fig. 46).

V. Das hintere Nervenpaar durchsetzt die unter dem Ganglion befindlichen Drüsenzellenhaufen, scheint einige Äste an dieselben abzugeben, und löst sich dann in Fasern auf, welche die untere Seite des Ösophagus und die Unterlippe versorgen.

VI. Ungefähr von der Mitte der unteren Fläche des Ganglions geht jederseits ein kleiner Nerv nach unten zur Bauchwand ab.

Aus den Seiten des Gehirns sehen wir drei Nervenpaare hervortreten, welche sich nach vorn umbiegen. Das erste Paar (VII) habe ich nicht weit verfolgen können. Es verläuft etwas seitlich von der Medianebene in der Richtung nach den Papillen hin. Ich vermurthe, dass sie die Papillen und den vorderen unteren Theil des Kopfes innerviren.

VIII. Das zweite Nervenpaar verläuft nach vorn und unten und vertheilt sich in die Muskeln des ersten Hakenpaares.

IX. Das dritte Nervenpaar verläuft zuerst seitlich, dann biegt es sich nach vorn um und tritt an die Muskeln des zweiten Hakenpaares heran.

Außer den schon angeführten Nerven sieht man noch zwei bis drei weitere Paare von Nervensträngen aus den Seiten der hinteren Gan-

glionhälfte hervortreten. Die zwei vorderen Paare (X, XI) versorgen die Leibesmuskulatur. Auch das dritte (XII) tritt, nachdem es jederseits einen starken Ast an die Genitalien abgegeben hat, an die Körperwand heran.

In dem ersten Stadium konnte ich die Ganglienmassen ganz deutlich erkennen. Nervenfasern dagegen habe ich nicht nachweisen können, obgleich eine Differenzirung zwischen einer Rindenganglienschicht und einer inneren Partie schon eingetreten war. Von der unteren Seite gingen zwei Zellenstränge nach unten, welche möglicherweise die Anlagen von Nerven sein konnten. Die Nuclei der Ganglienzellen waren histologisch von denen der Hypodermiszellen nicht zu unterscheiden. Auch waren Zellengrenzen nicht vorhanden.

Zweites Stadium. Die kleinen Fäserchen im Inneren der Ganglienmassen werden immer deutlicher, dagegen sind die peripherischen Nerven noch nicht zu sehen. Die Grenzen der Ganglienzellen konnten nur äußerst schwer nachgewiesen werden. Die zwei Ganglien liegen dicht neben einander und stehen durch die querlaufenden Nervenfascherchen mit einander in Verbindung.

Drittes Stadium. Hier sind einige peripherische Zellen schon deutlich entwickelt; sie heben sich aber von den Bindegewebszellen kaum ab.

Ausgebildete Larve (viertes Stadium). Das Nervensystem ist hier im Wesentlichen dasselbe wie bei dem geschlechtsreifen Thiere.

Obige Darstellung des Nervensystems stimmt in den meisten Punkten mit LEUCKART'S Beschreibung überein. Dagegen weicht sie von der Beschreibung von CHATIN (*P. oxycephalum*) in fast allen Punkten ab. CHATIN meint, dass »le moment sera venu de comparer la réalité des faits avec les descriptions antérieures«. Es ist mir nicht klar geworden, was für ein Organ oder Kunstprodukt CHATIN für das Nervensystem gehalten hat. LOHRMANN meinte, CHATIN habe das Ganglion umgekehrt beschrieben. Jedenfalls möchte ich mich lieber den »descriptions antérieures« (von LEUCKART, VAN BENEDEN, DIESING, BLANCHARD etc.) anschließen als der »réalité« im Sinne CHATIN'S.

Die regelmäßige Vertheilung der VIII. und IX. Nervenpaare zu den zwei Hakenpaaren spricht sehr zu Gunsten der Auffassung der letzteren als Segmentanhängen (umgebildete Mundwerkzeuge) (vgl. p. 447).

## 8. Sinnesorgane.

In den vorderen großen Papillen und in dem zweiten Paare, den oberen Papillen, habe ich Sinneskolben nachweisen können. In jeder der zwei oberen Papillen fand ich ein kolbenförmiges, mehrzelliges,



0,024 mm großes Organ (Fig. 23), welches mit einem Nerv in Verbindung stand. Die Kolben sind hohl und tragen an ihrem freien Ende mehrere kleinere Stiftchen. In den beiden großen Papillen waren die Kolben etwas länger aber schmal. In allen anderen Papillen habe ich zwar Nervenfasern eintreten sehen, niemals aber diese Sinneskolben finden können.

Da ich diese Sinneskolben nur bei zwei Papillenpaaren fand, so glaube ich, dass die mit ihnen ausgestatteten Papillen eine andere (chemische[?]) Funktion haben, als die der Sinneskolben entbehrenden Papillen (Tastpapillen[?]). Das Vorhandensein der Kolben in zwei Papillenpaaren — nämlich in dem großen Paare (Antennen der Autoren) und dem darüber liegenden Paare — bezeugt zur Genüge, dass jene großen Kolben nicht, wie frühere Forscher dies annahmen, Antennen sein können. Schon bei früherer Gelegenheit habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass LOHRMANN irrthümlicherweise die Kopfdrüsengänge auf diesen Papillen ausmünden lässt.

CHATIN behauptet, dass die Pentastomen gegen Licht empfindlich seien. Um die Richtigkeit seiner Behauptung zu beweisen, giebt er an, dass die Pentastomen beim Durchschneiden der Leber an die Oberfläche hervorgekrochen seien. Ich möchte diese Thatsache eher dadurch erklären, dass in Folge des Zerschneidens der Leber die Pentastomenkapseln geöffnet werden, so dass jetzt die eingeschlossenen Parasiten hervorkriechen konnten.

### 9. Bindegewebe.

Im ganzen Körper findet man Bindegewebe, welches nur bei den Larven eine deutliche zellige Struktur aufweist. Je mehr die Thiere wachsen, um so mehr werden die Zellen in die Länge gezogen, so dass sie schließlich faserartig aussehen. Ihre Membranen verdicken sich stark, so dass sie, wie ich dies bei Beschreibung der verschiedenen Systeme gezeigt habe, sich oftmals von den echten Muskeln kaum unterscheiden lassen. Diese Verdickung der Zellwände und die außerordentliche Länge der Zellen verleiht dem ganzen Gewebe ein so eigenthümliches Aussehen, dass verschiedene Autoren sich veranlasst sahen, es für ein System verzweigter Muskeln oder für Nervenetze etc. zu deuten. Die meisten Eingeweide und Muskeln liegen in diesem Gewebe eingebettet.

Zool. Laboratorium, Leipzig, 49. Oktober 1890.

### Nachtrag.

Während des Druckes obiger Abhandlung konnte ich in zwei Mittheilungen über Anatomie und Entwicklung der Pentastomen Einsicht nehmen, welche mir früher nicht zugänglich waren, und aus diesen Gründen keine Berücksichtigung finden konnten.

1) In: Archivio per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia, Fasc. 4. Vol. I. 1861 beschreibt DE FILIPPI einen sechsbeinigen Embryo, der von dem in der Thorakalhöhle von *Sterna hirundo* von ihm gefundenen geschlechtsreifen Pentastomum herstammte. Nach seiner Darstellung sollen die Beine der Stützgabeln gänzlich entbehren. Ferner sollen die Embryonen innerhalb vier (statt drei, wie bei den anderen Species) Schalen liegen. Auf Taf. VI giebt DE FILIPPI zwei Abbildungen, von dem sechsbeinigen Embryo, die aber die Richtigkeit seiner Angaben keineswegs beweisen. Sollen die Abbildungen nach lebensfrischen Embryonen angefertigt sein — und nicht nach stark geschrumpften Eiern, welch Letzteres mir viel wahrscheinlicher erscheint — dann hatte DE FILIPPI es gewiss mit sehr jungen, keineswegs aber, wie dies aus der Thatsache hervorgeht, dass die Beine des Stützapparates und der Klauen entbehrten, mit vollkommen ausgebildeten Embryonen zu thun. Bis zum heutigen Tage also sind nur vierbeinige Pentastomenembryonen mit Sicherheit nachgewiesen. Die vierte äußerste Schale hat DE FILIPPI nie am Ei, sondern nur in Bruchstücken im Uterus gefunden. Von dieser vierten Eiumhüllung haben weder LEUCKART noch ich etwas gesehen.

Am Ende seiner Arbeit führt DE FILIPPI an, dass Herr Prof. RICHIARDI einige Exemplare von *P. proboscideum* in einer *Boa brachyura* de Filippi, *Epicerates angulifer* Bibr., gefunden hat.

2) MACALISTER<sup>1</sup> hat einige Pentastomen in der Lunge von *Boa imperator* gefunden und sie als neue Species: *P. imperatoris*, beschrieben. Er hebt hervor, dass diese Parasiten große Ähnlichkeit mit *P. proboscideum* haben, aber sich von letzteren dadurch unterscheiden, dass der Körper — besonders aber der Vorderleib — nicht so deutlich geringelt ist, wie dies bei *P. proboscideum* der Fall ist. Obgleich ich die von MACALISTER beschriebenen Pentastomen nicht selbst habe untersuchen können, so scheint es mir, nach der Beschreibung und den Abbildungen MACALISTER'S, dass sie sich nicht wesentlich von *P. proboscideum* unterscheiden, besonders da ich mehrere Exemplare von *P. proboscideum*

<sup>1</sup> Proceedings of the Royal Irish Academy. 2<sup>nd</sup> Ser. Vol. II. Science. 1875—77. p. 62—66. With Plates II and III.

im Wiener Museum gesehen habe, bei denen die Ringelung mindestens eben so undeutlich, in manchen Fällen sogar noch undeutlicher war als bei den von MACALISTER abgebildeten Thieren. Die Zahl von Ringen giebt MACALISTER auf 40—45 an. Da ich ferner bei *P. proboscideum* dieselbe Anzahl von Ringen gefunden habe, so möchte ich *P. imperatoris* Mac. identisch mit *P. proboscideum* halten.

Was die Darstellung des anatomischen Baues angeht, so möchte ich hervorheben, dass ich jene »soft reticular membrane«, welche die Leibeshöhle in ganzer Ausdehnung auskleiden sollen, niemals gesehen habe (vgl. oben Bindegewebe). Eben so muss ich die Existenz eines »epipharyngeal nerve ganglion« in Abrede stellen (vgl. oben Nervensystem).

Über die Entwicklung der Embryonen äußert sich MACALISTER folgendermaßen: »The spermatozoa are arranged in bundles or spermatophores by a glutinous matter secreted in the tortuous glands. The eggs are holoblastic and the segmentation ends in the formation of a blastoderm. There are polar groups of cells visible in some ova and a trace of primitive streak, subdividing the tail end of the egg into two lateral parts. When the body forms as a granular mass, six lateral lobules project downwards and outwards, two of which unite to form the basis of the antennary jaws of the head, two form the larval forelimbs and the hindmost pair form the hind limbs. The first and second pair of these form first, the hindmost afterwards. In several of the hundreds of ova which I examined, I saw a faint trace of annulation, one or two transverse furrows, indication of a metameric growth. In the earlier stages before the claws appear the knobs look like the parapodia of worms, but a middle transverse joint in each of these limb knobs is indicated in some of my specimens.«

»The tortuous glands« (Pl. II, Fig. 6) sind die Expulsionssäcke (siehe oben ♂ Genitalapparat), welche bekanntlich keine drüsige Natur besitzen.

Zur Darstellung der Entwicklung giebt auch MACALISTER einige Abbildungen auf Taf. III, Fig. 4—13. Fig. 6—14 sind jedoch von stark geschrumpften Eiern, wie ich solche auch öfters bei alten Glycerinpräparaten gesehen habe. Dass ferner die zwei vorderen »lobules« nicht die Anlage »of the basis of the antennary jaws« sein können, brauche ich nach dem oben Gesagten (siehe Embryo) nicht hervorzuheben. Über »the metameric growth« und »the transverse joint of the limb knobs« habe ich auch bei der Beschreibung des Embryo von *P. proboscideum* Genügendes gesagt.

Paris, 8. März 1894.



## Litteraturverzeichnis.

Die Werke mit eingeklammerter Nummer sind mir nicht zugänglich gewesen.

- (1.) ABILDGAARD, Zoolog. Danic. III. p. 52. Tab. CX, Fig. 4—6. 1789.
2. AITKEN, On the Occurrence of *Pent. constrictum* in the Human Body as a cause of painful Disease and Death. Science and Practice of Medicine. 4. ed. 7 pgs. 5 figs.
- (3.) ALSARIUS et ANGELIANUS, De verme admirando per nares egresso. Ravennae 1610. (Auszug in R. BLANCHARD's Zool. Med. II. p. 273.)
- (4.) BABES, Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. 1888.
5. — Die Wanderung des *P. denticulatum* beim Rinde. Centralbl. für Bakteriologie u. Parasitenkunde. V. 1889. p. 1—5.
6. BAIRD, *P. annulosum* and *megacephalum*. Proc. Zool. Soc. 1853. p. 22, 183. Pl. XXX, Fig. 7.
- (7.) — Catalogue Entoz. Brit. Mus. XXXIX. T. II, fig. 1. 1853.
8. — *P. teretiusculum*. Proc. Zool. Soc. 1862. p. 144.
9. BALFOUR, Comparative Embryology. I. p. 449—450. 1880.
- (10.) BASSI, Il *Pent. moniliforme* Dies. della pantera. Giorn. il Medico Veterin. 1878. p. 59. — (Extr.) Archiv vet. publ. à l'école d'Alfort. 3 An. 1878. p. 144.
11. BELL, On *P. polyzoom* Harley, with a Note on the Synonymy of the allied Species. Ann. and Mag. of Nat. Hist. 5. Vol. VI. 1880. p. 173—176.
12. — A second note on *P. polyzoonum*. Ann. of Nat. Hist. 5. Vol. XIV. 1884. p. 92—93.
13. P. J. VAN BENEDEN, Bullet. de l'Acad. roy. de Brux. XV. 1848. p. 188—191. — L'Institut. No. 751. (Ref.)
14. — Rech. sur l'org. et le Développement des Linguatules. Mem. d. l'Acad. d. Brux. 3. Sér. Zool. XI. 1849. p. 313—347. Fig. 4—24.  
VAN BENEDEN et GERVAIS, v. GERVAIS et VAN BENEDEN.
15. BILHARZ, *Pent. constrictum*. Diese Zeitschr. Bd. VII. 1856. p. 329—331. Taf. XVII, Fig. 1—5.
16. BLAINVILLE, Art. Vers. Dict. d. Sc. nat. LXII. 1828. p. 531.
17. E. BLANCHARD, Règne animal illustré. Pl. VIII. 1836—1846.
18. — Rech. zool. et anat. sur l'organ. d. Vers. Ann. d. Sc. nat. 3 Sér. VIII. 1847. 7, p. 96. 8, p. 127—129.
19. — De l'organisation et des rapports nat. des Linguatules. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris XXX. 1850. p. 645—647.
20. R. BLANCHARD, Traité d. Zool. méd. Paris. 1890. II. p. 47, 261—275. Fig. 574—575.
21. BOSC, Sur un nouveau genre dans la Classe des Vers intestinaux, nommé Tetragule. Nouv. Bullet. de la Soc. Philom. no. 44. 1841. p. 269—270. Pl. II, Fig. 1a—d.
22. BREMSER, Icones Helminthum. 1824.
- (23.) BRUCHMÜLLER, Lehrbuch der pathol. Zootomie. Wien. p. 506. 1869.
24. CANSTATT, *P. constrictum*. Jahresber. Ver. d. ges. Med. 1852. p. 206.
- (25.) CARPENTER, Zoology. II. 1857.
26. CARUS und GERSTÄCKER, Handbuch der Zool. II. p. 346—347. 1863.

27. CHABERT, Traité des maladies verm. 2 éd. p. 39. (Taenia lanceolée.) 1787.
28. — Übersetzung von F. MEYER. p. 40—42. 1789.
29. CHATIN, Sur le mode de locomotion et de pénétration des Linguatules. Compt. rend. de Seance de la Soc. de Biol. 7. Sér. 1884. T. III. p. 66—67. — (Extr.) Gazette méd. de Paris. 1884. p. 131.
30. — Notes anat. sur une Linguatule chez l'Alligator lucius. Ann. des Sc. nat. Zool. VI. Sér. 14. No. 2. 1882. 23 pgs. Taf. XIX, Fig. 1—10.
- 30 bis. CHAUNAT, Linguatula tenioides dans les cavités nasales d'un chien. Recueil. d. méd. vét. 1890. No. 15. p. 489—498.
31. CLAUS, Lehrbuch der Zoologie. p. 408—440.
32. COBBOLD, Pent. denticulatum. Linnean Soc. Trans. XXIII. 1862. p. 350—352. Tab. XXXIII, Fig. 3—6.
33. — Entozoa. An introduction to the study of parasites. p. 394—402. Pl. XXI and fig. 82.
34. — On the prevalence of Entozoa in the dog, with remarks on their relation to public health. Journ. of the Linnean Soc. of London. IX. 1867. p. 281, 293.
35. G. COLIN, Recherches sur un Maladie verm. du mouton due à la presence d'une Linguatule dans les ganglions mésentér. Bullet. de la Soc. impériale et centrale de médecine vétérinaire. 1861. p. 676—688.
36. — Sur la présence d'une Linguatule dans les ganglions mésentériques du mouton et sur la transformation dans les nez du chien en pentastome taenioides (Extr.). Compt. rend. T. LII. 1861. p. 1311—1312.
37. — Sur le développement de la Linguatule des ganglions mésentériques. Bullet. cit. 1862. p. 342—343.
38. — Eine Linguatula aus der Mesenterialdrüse des Schafes und Dromedars als zweites ungeschl. Stadium von Pent. taenioides. Auszug in: Notiz. aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde. Jahrg. 1862. Bd. I. Nr. 8. p. 127—128.
39. — Recherches sur le pentastome tenioides des cavités nasales du chien, et nouvelles observations sur les échanges de ce ver entre les carnassiers et les herbivores. Bull. de la Soc. imp. et cent. de méd. vet. 1862.
40. CSOKOR, Über Pentastomen und P. denticulatum aus der Leber des Pferdes. Zeitschr. f. Veterinärkunde. I. p. 4—22. Taf. I, Fig. a—f.
41. — Centralbl. für Bakt. und Parasitenkunde. 1887. p. 151—154 (Ref.).
42. CURTICE, The Animal Parasites of Sheep. p. 44, 46, 69—71. Pl. XVII, Fig. 1—6. Washington. Dpt. of Agriculture. 1890.
43. CUVIER, Règne animal. Éd. I. IV. p. 35. 1817.
44. — Le Règne Animal. III. p. 254. 1830.
45. DIESING, Monographie der Gattung Pentastomum. Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte. 1836.
46. — Systema Helminthum. I. p. 606—617. II. p. 329. 1850.
47. DUJARDIN, Histoire nat. des Helminthes. p. 299—309. 1845.
48. F. DE FILIPPI, Quelque observ. relatives à des parasites nouveaux (Pentastomum, Hypodectes). Atti d. Soc. elvet. Sc. nat. Sess. 44 a. Lugano. 1860—1861. p. 18—19.
49. — Nuova Linguatula con embrioni di particolar forma. Arch. per la Zool. l'anat. I. 1861. p. 62.

50. FRÖHLICH, Beschreibung einiger neuen Eingeweidewürmer. Der Naturforscher. 1789. Heft 24. p. 148—151. Taf. IV, Fig. 14, 15.
51. — Der Naturforscher. 1791, Heft 23. p. 101—105.
52. M. GANIN, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten (Keimstreifen der Pentastomen). Diese Zeitschr. Bd. XIX. p. 441. 1869.
53. GELLÉ, Pent. taenioides dans l'oreille du chien. Gazette méd. d. Paris. 4. Sér. p. 545. — Soc. d. Biologie. Séance 20. Oct. 1877.
- (54.) — Der Thierarzt. 1878.
55. GERLACH, Pent. denticulatum bei zwei Ziegen. Jahresbericht der k. Thierarzneischule zu Hannover. II. 1869. p. 73—80.
56. GERVAIS et VAN BENEDEN, Zool. medicale. T. I. p. 500. 1859.
- (57.) GHIRARDINI, Di un crostaceo parassito dell' uomo e di alcuni vertebrati. Diss.-Inaug. Pavia 1860.
58. B. A. GREVE, Krankheiten der Hausthiere. Oldenburg. I. p. 124 u. 184 (Taenia rhinaris).
59. GURLT, Verzeichnis der Thiere, bei welchen Entozoen gefunden worden sind. Archiv für Naturgesch. 1845. I. p. 223—336.  
GURLT und ZENKER v. ZENKER.
60. L. HAHN et ED. LEFÈVRE, Pentastome ou Linguatule. Dictionn. encyclop. des sc. méd. (2.) XXII. 1885. p. 704.
61. HARLEY, On the Anat. of a new Species of Pentastomum found in the lung and air-sac of an Egyptian Cobra. Proceed. Zool. Soc. London. XXV. 1856. p. 115. Taf. XLVI and XLVII.
62. v. HAYEK, Handbuch der Zoologie. II. p. 131—133. Fig. 1080, 1089—1093. 1884.
63. W. E. HOYLE, P. protelis. Proc. R. Soc. Edinb. 1882—1883. p. 219—222.
64. — On a new Species of Pentastomum (P. protelis) from the Mesentery of Protelis cristatus. Trans. Roy. Soc. Edinb. XXXII. 1883. p. 165—193. Taf. XXVII—XXVIII. — (Extr.) Journ. R. Micr. Soc. 2. Vol. IV. P. 6. 1883. p. 887.
65. ALEX. v. HUMBOLDT, Ansichten der Natur. 4. Aufl. 1808. p. 162 und 227.
66. — 2. Aufl. II. p. 6, 73. 1826.
67. — 3. Aufl. p. 8, 75. 1849.
68. — Recueil d'Observations de Zool. et d'Anat. comparée. Vol. I. p. 289—304. Taf. XXVI, Fig. 1—4 (Porocephalus crotalus). 1811.
69. JACQUART, Mécanisme de la rétraction des ongles des Felis et des crochets des Linguatules trouvées dans les poumons des serpents. Journ. de l'Anat. et de la Phys. III. p. 382—397. 1866.
70. KAUFFMANN, Analect. et Entozoor. cognit. Diss. Berol. 1847.
71. KORSCHOLT u. HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. 2. Heft. 1894.
72. KÜCHENMEISTER, De la Linguatula ferox. Bullet. Acad. Belg. XXII. 1855. p. 4—10. Fig. 1—6.
73. — L'Institut. 1855. p. 127. (Ref.)
74. — Die Parasiten des Menschen. p. 365—375. Taf. VIII, Fig. 11.
75. — und ZÜRN, Die Parasiten des Menschen. 1884.
76. LAMARK, Hist. nat. d. animaux sans vertébrés. III. 1815—1822.
77. — 2 éd. 1835—1845. p. 193—194 (Tetrargulus), p. 200—201 (Porocephalus).



78. LANDOIS, Jahresbericht d. Westfäl. Prov. Ver. f. Wissensch. u. Kunst. Münster 1886. p. 47—48.
79. LANG, Lehrbuch der vergl. Anatomie. 2. Lfg. 1889.
80. LAUDON, Berliner Klin. Wochenblatt. Nr. 45. 1878. p. 730—734 (*P. taenioides* in der Nase des Menschen).
81. LEIDY, *P. proboscideum*. Proc. Acad. of Nat. Sc. Phila. 1884. p. 440.
82. R. LEUCKART, TROSCHEL'S Archiv für Naturgesch. XVI. 1850. I. p. 45.
83. — Démonstration, par voie expérimentale, de l'identité spécifique du *Pentastomum denticulatum* et du *Pentastomum tenioides*; avec une Note sur quelques *Pentastomes*, par M. VAN BENEDEN. Bullet. Acad. Roy. Belg. Tom II. 2 Sér. No. 5. 1857. (5 pgs.) (Ref.) R. LEUCKART, L'Institut. 1857. p. 400.
84. — Extrait d'une lettre à M. VAN BENEDEN, sur la transformation des *Linguatules denticulées* en *Linguatules tenioides*. Bullet. cit. 2. Sér. T. III. No. 8. 1857. (3 pgs.) (Ref.) L'Institut. p. 444.
85. — Troisième Communication sur le *Pent. tenioides* provenant du parage de *Pent. denticulatum*. Bullet. cit. 2. Sér. T. III. No. 9 et 10. 1857. (4 pgs.)
86. — *Pentastomum denticulatum*, der Jugendzustand von *P. taenioides*. Eine vorl. Mittheilung. Zeitschr. für rat. Med. 3. R. II. 1857. p. 48—60.
87. — Weitere Beobachtungen über die Jugendzustände und die Entwicklungsgeschichte von *P. taenioides*. Zeitschr. cit. IV. 1858. p. 78—104.
88. — Further observations on the development of *Pent. taenioides*. Quart. Journ. Micr. Sc. VII. 1859. p. 182—193.
89. — *Pent. denticulatum* als Jugendstadium von *P. taenioides*. FRORIE'S Notizen. Bd. IV. 1860. p. 222—234, 244—249, 277—280.
90. — Bau und Entwicklung der *Pentastomen*. 160 S. 5 Taf. Leipzig und Heidelberg. 1860.
91. — Parasiten des Menschen. 4. Aufl.
92. — 2. Aufl. 1879—1886. p. 20, 53, 103, 175, 187.
93. — *Tabulae zootomicae* (*Pent. torquatum*).
94. LEUNIS, Synopsis d. Zool. II. p. 620—624. 1886.
95. LINDEMANN, Die *Pentastomen*. Die deutsche Zeitschr. für Staatsarzneikunde. N. F. XXVIII. 1870. p. 436—448. Aus dem Russischen übersetzt von Dr. MASSMANN.
96. LOHRMANN, Untersuchungen über den anat. Bau der *Pentastomen*. Archiv für Naturgesch. 1889. p. 303—336. Taf. XVI, Fig. 4—14.
- (97.) DR. LOUKIN, *Pentastoma denticulatum*, *Linguatula*. Meditsinskia pribavlenia kmorskomoj sbornikou. XVIII. 1878. p. 389. (Russisch.)
98. MACALISTER, On two new Species of *Pentastomum*. II Pl. Proc. Roy. Irish Acad. 2. Ser. Vol. II. Science. 1875—1877. p. 62—66.
99. MEGNIN, Les Parasites et les Maladies parasitaires. p. 443—456. 1880.
- (100.) — Note sur les Helminthes rapportés des côtes de la Laponie et en particulier sur un nouveau pentastome (*P. lari*). Bullet. de la Soc. Zool. de France. Vol. VIII. p. 153—156. 1883.
101. MEHLIS, Briefliche Mittheilung an FR. S. LEUCKART 1884. Erschien in R. LEUCKART'S Bau und Entwicklung der *Pentastomen*. 1860. p. 3—7.
102. MEYER, *P. proboscideum*. FRORIE'S Tagesberichte. Zool. 2. Nr. 363. 1854. p. 130—134.

403. MIRAM, *Pentastomum taenioides*. Nova Acta Acad. Leop. Car. XVII. 2. p. 623—645. Taf. XLVI, Fig. 1—14. 1835.
404. — Recherches sur l'Anat. du *P. taenioides*. Ann. Sc. nat. 2. Sér. Zool. 1836. p. 435—454. Pl. VIII, A, Fig. 1—14.
- (405.) MURCHISON, Clinical treatise on diseases of the liver (New Sydenham Edition). Vol. II. p. 276. 1861.
406. L. G. NEUMANN, *Traité des maladies parasitaires non microbiennes des animaux domestiques*. Paris 1888. p. 491—499. Fig. 248—253.
407. NORDMANN, *Mikrographische Beiträge zur Naturgesch. der wirbellosen Thiere*. p. 144. 1832.
408. OKEN, *Lehrbuch der Naturgeschichte*. (Zool.) III. p. 166. 1815.
409. OWEN, *Linguatula taenioides*. Trans. Zool. Soc. I. 4. 1835. p. 327—330. Pl. XLI, Fig. 10—16.
410. — Art. Entozoa. Todd's Cyclopaedia of Anat. and Phys. II. 1836.
- (411.) F. B. OWSJANNIKOFF, *Über Pentastomen*. (Russisch.) 1870.
412. C. PARONA, *Sopra due specie del genere Pentastomum Rud. Ann. del museo civico d'istor. nat. di Genova. Ser. 2. Vol. IX (XXIX). 1889—1890. p. 68—78. Taf. III. (Ref.) Ref. Centralbl. für Bakt. und Parasitenkunde. VIII. 1890. p. 480.*
413. PETERSON, *Über Pentastomen bei Menschen*. (Russisch.) 1866.
414. PILGER, *Syst. Handbuch der theor.-prakt. veter. Wissensch. Gießen*. p. 1284—1285 (*Taenia rhinaria*). 1803.
415. PRUNER, *P. constrictum. Krankheiten des Orients*. p. 243—250. Taf. II, Fig. 1—2. 1847.
416. — p. 19. Taf. V. *Diese Zeitschr. Bd. IV. 1852.*
417. RAILLET, *Linguatula. Nouveau dictionnaire vétérinaire*. Paris 1883.
418. — *Éléments de Zool. med. et agricole*. Paris 1886. p. 444—452. Fig. 308—310.
419. RHIND, *Descr. of a species of Worm found in the frontal sinus of a sheep*. Edinb. Journ. of Nat. and Geog. Sc. I. 1830. p. 29—34. Pl. II, Fig. 1—5.
420. RUDOLPHI, *Entozoorum Historia Naturalis*. 1809.
421. — *Erster Nachtrag zu meiner Naturgeschichte der Eingeweidewürmer*. Berliner Mag. für die neuesten Entdeckungen in der gesammten Naturkunde. Bd. VI und VII. 1812. p. 106—107.
422. — *Entozoorum Synopsis*. p. 432—435, 577—578, 584—593. 1819.
423. SCHUBAERT, *Über die Entwicklung des Pent. taenioides*. *Diese Zeitschr.* IV. 1853. p. 117—118. Taf. I.
424. SIEBOLD u. ROLANDO, *Linguatula. Archiv für Naturgesch.* II. 1845. p. 254.
425. — u. STANNIUS, *Vergl. Anat. der wirbellosen Thiere*. I. p. 141. 1848.
- (426.) TISSERANT, *Pentastomum taenioides ou mieux Linguatule taenioides cause de mort chez la chien*. *Compt. rend. Soc. Med. d. Nancy*. 1870. p. 50—64.
427. VALENCIENNES, *Raport sur un Memoire de M. BLANCHARD (Bblg. No. 19)*. *Compt. rend. Acad. d. Sc.* 1847. p. 1034—1039.
428. VALENTIN, *Repertorium für Anatomie und Physiologie*. II. p. 135—136. 1836.
429. VIRCHOW, *Helminthologische Notizen*. *Archiv f. Path. Anat.* XI. 1856. p. 84.  
(Die hier aus der Leber des Menschen beschriebenen angeblich von *Pentastomum* herstammenden Eihaufen gehören nach LEUCKART, der dieselben untersucht hat, zu *Ascaris lumbricoides*.)
430. WAGNER, *P. denticulatum*. *Archiv f. Phys. Heilkunde*. 1856. p. 581—582.

131. WAGNER, *Pent. denticulatum* der Milz. Arch. d. Heilkunde. III. 1862. p. 478.
132. ——— Lehrbuch der allg. Pathologie. 1876. p. 180.
- 133.) H. WALTER, Helminthologische Studien. Bericht des Offenbacher Vereins für Naturkunde. VII. 1866. p. 78.
134. WEDL, Zur Helminthenfauna Ägyptens. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wissensch. XLIV. 1861. *P. oxycephalum*, p. 225—230; Taf. I, Fig. 4—12. *P. denticulatum*, p. 230—232; Taf. II, Fig. 13—16.
135. ——— Über ein *Pentastomum* einer Löwin. Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. der Wissensch. 1863. p. 4—8. Fig. 4—6.
136. WEINLAND, Tod einer Kuhantilope (*A. bubalis*), wahrscheinlich verursacht durch eine Hakenmilbe (*Pent. taenioides*). Der zool. Garten. Nr. 2. 1860. p. 17—22.
- (137.) F. H. WELCH, The presence of an encysted *Echinorhynchus* in Man. The Lancet. II. 1872. p. 703.
- (138.) WYMAN, Notice of two Species of *Linguatula*. Boston Journ. Nat. Hist. II. p. 59. 1845.
139. ——— On *Pentastoma armitata* Wyman, from the lungs of the Python Sebae. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. V. 1862—1863. p. 179—180, 186, 294.
140. ZEDER, Einleitung zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer. p. 230. 1803.
141. ZENKER, Über einen neuen thierischen Parasiten des Menschen (*Pent. denticulatum*). 1854. Zeitschr. f. rat. Med. (2.) p. 212.
142. ——— u. GURLT, Amtlicher Bericht der deutschen Naturforscher und Ärzte zu Göttingen. p. 102. 1854.
143. ——— Zeitschr. f. rat. Medicin. V. 1854. p. 212—234. Taf. VIII, Fig. 4—2.  
ZÜRN und KÜCHENMEISTER v. KÜCHENMEISTER und ZÜRN.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VII.

Fig. 1. Ei von *Pent. proboscideum*. *a*, äußere Schale; *b*, mittlere Schale. ZEISS, C. 2.

Fig. 2. Embryo. *I*, hintere Schenkel des vorderen Y-förmigen Stachels; *II*, hintere Y-förmige Stachel; *a*, *e*, große Drüsenzellen; *D*, Darm; *G*, Nervensystem; *M*, Mund; *DS*, Drüsenstigmata (dorsal); *R*, Rückenorgan (dorsal). ZEISS, E. 1.

Fig. 3. Mundstütze.

Fig. 4. Unpaare Bohrstachel, vom Rücken gesehen.

Fig. 5. Unpaare Bohrstachel, von der Seite gesehen.

Fig. 6. Rückenorgan, von dem Rücken aus gesehen.

Fig. 7. Embryo in den Eihüllen. 2, 3, zweite und dritte Eischale; *F*, Facette der dritten Eischale; *R*, Rückenorgan.

Fig. 8. Querschnitt durch den Embryo. *D*, Darm; *G*, Ganglien; *M*, Mund; *R*, Rückenorgan; *Dr*, kleine Drüsenzellen.

Fig. 9. Krallen im ausgestreckten Zustande.

Fig. 10. Krallen im zurückgezogenen Zustande.

Fig. 11 u. 12. Zwei Schemata der Bohrbewegung des Embryo und zwar: 11, Stadium der stärksten Kontraktion, 12, Stadium der vollkommensten Ausstreckung.



Fig. 13. Innere Eischale mit der Facette.

Fig. 14. 4 $\frac{1}{2}$  Wochen alte Larve. *A*, After; *G*, Ganglion; *GDZ*, große Drüsenzellen; *M*, Mund und Oberlippe; *MGO*, männliche Geschlechtsöffnung. ZEISS, A. 3.

Fig. 15. Querschnitt durch zweites Stadium. *I, II*, Anlage der Haken; *D*, Darmlumen; *DE*, Darmepithel; *GDZ*, größere Drüsenzellen; *KDZ*, kleinere Drüsenzellen; *mm*, Sagittalmedianebene des Körpers.

Fig. 16. *D*, Darmlumen; *GO*, Geschlechtsorgane; *CKD*, Kanal der Kopfdrüse; *USG*, Unterschlundganglion; *mm*, Sagittalmedianebene.

Fig. 17. Larve. Drittes Stadium. *I, II*, Hakentaschen; *OL*, Oberlippe; *M*, Mund; *USG*, Unterschlundganglion; *RS*, Receptaculum seminis; *OD*, Oviducte; *Ov*, Ovarium; *V*, Vagina; *A*, Anus. ZEISS, A. 4.

Fig. 18. Hakentasche im Längsschnitt.

Fig. 19. Zwei Ringel von der ausgebildeten Larve (Fig. 22). *MS*, Medianlinie; *SL*, Seitenlinie; *PD*, Segment mit Parietaldrüsenzellen; *DS*, Segment mit Drüsenstigmen; *DDS*, Doppeldrüsenstigmen.

Fig. 20. Hakentasche; *M*, Medianseite; *L*, Lateralseite; *C*, Körperc cuticula mit Drüsenstigmen; *HG*, Hakendrüsengang; *AHG*, Ausmündungsstelle des Hakendrüsenganges. *R*, Rand der Cuticula der Hakentasche.

Fig. 21. Schnitt durch die Hakentasche. *HT*, Hakentasche; *TF*, Taschenfalte; *HDG*, Hakendrüsengang.

Fig. 22. Ausgebildete Larve. Man sieht Mund, Haken, Darm, Nervensystem, Hakendrüsen, Kopfdrüsen, Hoden, Muttermund, Vesicula seminalis, Propulsions-schlauch, Cirruszapfen, Cirruszwiebel, Cirrusblase, Cirrusgang und Geschlechtsöffnung. ZEISS, a\*. 2.

Fig. 23. Sinnespapille mit Sinneskolben.

Fig. 24. Darmepithel aus dem zweiten Stadium.

Fig. 25. Darmepithel aus dem dritten Stadium.

Fig. 26 u. 27. Darmepithel von der ausgebildeten Larve.

Fig. 28. Darmepithel des Geschlechtstieres.

#### Tafel VIII.

Fig. 29. Nervensystem und weibliche Genitalien. *RC*, Ringkommissur; *I*, Längsnerv; *II, III*, sympathische Nerven; *IV*, Supraösophagealnerv; *V*, Subösophagealnerv; *VII*, Papillennerv; *VIII*, erster Hakennerv; *IX*, zweiter Hakennerv; *X, XI*, Körperrnerven; *XII*, nach den Geschlechtsorganen abgehender Nerv; *OD*, Oviducte; *UPD*, unpaarer Abschnitt desselben; *RS*, Receptaculum seminis; *SG*, Samengang; *BlS*, flaschenförmiger Blindsack; *Va*, Vagina. (4. Stadium.)

Fig. 30. *I*, Haken des ausgebildeten Männchens; *BG*, Stützapparat; *TF*, Taschenfalte; *a*, M. extensor unci; *b*, M. retractor bursae ventralis; *d*, Mm. retractores externi; *e*, Mm. retractores interni; *f*, M. protractor dorsalis; *g*, M. flexor interior et exterior; *h*, M. protractor ventralis.

Fig. 31. *II*, Haken eines ausgebildeten Weibchens mit Nebenhaken.

Fig. 32. *II*, Haken einer Larve mit Nebenhaken.

Fig. 33. Querschnitt durch die Hakentasche; *g*, M. flexor interior et exterior; *c*, M. protractor externus et internus.

Fig. 34. Querschnitt durch Haken und Nebenhaken. *NH*, Nebenhaken; *HTC*, Hakentaschencuticula; *HT*, Hakentasche; *GS*, die äußere harte Schicht des Hakens; *SS*, mittlere schwammige Schicht derselben; *M*, Matrix.

Fig. 35. Kopf des Männchens von der Ventralfläche.

Fig. 36 u. 37. Kopf des Weibchens von der Rücken- und Bauchfläche betrachtet. 1—4, Papillen; *FP*, falsche Papillen.

Fig. 38. Endtheil des männlichen Geschlechtsapparates. *PS*, Propulsionssack; *VD*, Vas deferens; 1, 2, 3, die drei Schichten der Cirruszwiebel; *CZ*, Cirruszapfen; *CT*, Cirrustasche; *CG*, Cirrusgang; *D*, Drüsengang; *SB*, Samenblase.

Fig. 39. Querschnitt der Geschlechtsausführungsgänge. *CT*, *CZ*, 1—5, vide Fig. 38. *CZw*, Cirruszwiebel.

Fig. 40. Endtheil des Geschlechtsapparates beim geschlechtsreifen Thiere. *VD*, Vas deferens; *CZw*, *Cz*, *CT*, vide Fig. 38; *C*, Cirrus.

Fig. 41—43. Querschnitte durch Fig. 40. *M*, Muskeln; *B*, Bindegewebe; 7—8, Cuticula des Cirruszapfen.

Fig. 44a. Muttermund des Hodens. Fig. 44b. Querschnitt des Muttermundes. 1, 2, 3, die drei Loben; *USP*, unpaare Samenblase.

Fig. 45. Cuticula, Hypodermis und Stigmandrüse eines ausgebildeten Thieres.

Fig. 46. Sagittalmedianschnitt. *C*, seitlicher Chitinstrang (schematisch eingezeichnet); *D*, Darmlumen; *GDZ*, große Drüsenzellen; *DK*, kleine Drüsenkanäle; *N<sup>V</sup>* sub, *N<sup>IV</sup>*, suböosphagealer Nerv; *Ö*, Ösophagus; *ÖD*, Ösophagusdrüsen; *Ph*, Pharynx; *RM*, Ringmuskeln; *LM*, Längsmuskeln; *USG*, Unterschlundganglion; *SC*, Schlundkommissur.

Fig. 47. Querschnitt durch ein junges Weibchen (Larve), halbschematisch. Man sieht die Cuticula, Hypodermis, Ring-, Längs-, Diagonal- und Darmmuskeln. Die Kopfdrüsen aus großen und kleinen Zellen bestehend, Parietaldrüsenzellen und das Ovarium. Die Parietaldrüsen sind in drei große Drüsenfelder eingetheilt. *LN*, Längsnerven.

Fig. 48. Querschnitt durch den Hoden (viertes Stadium), um die Falten der Wand zu zeigen.

# Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der *Anodonta piscinalis*.

Von

A. Goette in Straßburg.

Mit 8 Figuren im Text.

Zu den ersten Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte der Mollusken gehören die Untersuchungen über die Fortpflanzung und Entwicklung unserer großen Süßwassermuscheln, der Unioniden. Obgleich aber diese Untersuchungen bis in die neueste Zeit fortgesetzt wurden, haben sie in Folge besonderer Umstände noch zu keinem befriedigenden Abschluss geführt. Einmal ist das parasitische Leben der Unionidenlarven, welche nach dem Verlassen des Mutterthieres sich an Süßwasserfische anheften, um von deren Haut umwuchert zu werden, lange unbekannt geblieben; und nachdem es durch LEYDIG aufgedeckt worden, gelang es erst nach wiederholten Versuchen, die Entwicklung der parasitischen Larven ausgiebig zu erforschen. Andererseits hat der Parasitismus die ganze Entwicklung dieser Thiere, insbesondere in der Embryonalperiode so weit abgeändert, dass sie mit den embryologischen Befunden an allen übrigen Muscheln und den Mollusken überhaupt bisher noch in keine befriedigende Übereinstimmung gebracht werden konnte.

FLEMMING war der Erste, welcher die Embryonalentwicklung von *Anodonta* und *Unio* eingehend und vom Standpunkte der neueren Entwicklungsgeschichte verfolgte. Er konstatirte an ihren Eiern den für die Muscheln charakteristischen Theilungsvorgang, aus welchem eine *Coeloblastula* mit einer Makromeren- und einer Mikromerenhälfte hervorgeht. Dagegen vermisste er bis zuletzt eine Gastrulation und blieb daher über die Entstehung des Darmes im Unklaren. Nach seiner Ansicht bezeichnen die dunklen Makromeren den Rücken, weil über ihnen die Schlossseite der Schalen entstände, die stark vorragende helle Blastulahemisphäre die Bauchseite, an welcher die anhängenden Richtungskörperchen das künftige Hinterende erkennen ließen. An dem gegenüberliegenden »Vorderwulst«, vielleicht auch am Rücken, wanderten Zellen ins Innere ein, welche sich in die Strang- und Muskelzellen verwandelten. Über dem Vorderwulst befände sich das



»Wimperschild«, das Bewegungsorgan der Larve, unter den Richtungskörperchen das aus kleinen Zellen zusammengesetzte »Mittelschild«. — Nachdem auf der dunklen und wenig deutlichen Makromerenmasse eine quere Furche erschienen und wieder verschwunden wäre, verschoben sich ihre dunklen Randzellen zu beiden Körperseiten in einem nach unten konvexen Halbkreis, während die darüber, mehr dorsal gelegenen Zellen sich aufhellten und über sich die cuticulare Schale entstehen ließen<sup>1</sup>.

In einer späteren »Notiz«<sup>2</sup> hält es FLEMMING in Folge einer Vergleichung seiner Beobachtungen mit den Untersuchungen RAY LANKESTER'S für wahrscheinlich, dass sein »Vorderwulst« das Entoderm liefere, das Mittelschild zur Mundeinsenkung würde, die dunklen Makromeren aber einer Schalengrube entsprächen. Doch bliebe jener Entodermwulst mindestens bis zum Ausschwärmen der Larve aus dem Mutterthier — so weit reichen die Beobachtungen FLEMMING'S — eine bloße Verdickung des Keimes, an welcher keinerlei Einbuchtung wahrzunehmen sei. — Andererseits giebt FLEMMING die Möglichkeit zu, dass, wie es kurz vorher HAECKEL für *Unio* angab, die Einstülpung der Makromeren wirklich eine echte Gastrula herstelle und das dadurch gebildete Entoderm sich vom Prostoma ablöse, um dann an die Stelle des Vorderwulstes zu rücken.

Während also FLEMMING die Frage nach der Darmbildung und Gastrulation unentschieden ließ, glaubte RABL sie mit aller Bestimmtheit beantworten zu können<sup>3</sup>. Die von ihm beobachtete Blastula (Blastosphaera) besteht aus einer größeren, gewölbten, kleinzelligen und einer kleineren, flachen, großzelligen Hälfte; an einem Ende der letzteren, dem späteren Hinterende, befinden sich zwei größere Zellen. Nachdem diese von den umgebenden Zellen überwachsen und so in die Keimböhle gelangt sind, stülpt sich die flache Cylinderzellenschicht in querer Richtung ein und werde so zum Entoderm (Urdarm); die an der Außenseite zurückbleibenden Zellen seien das Ektoderm, die zwei großen eingewanderten und sich schnell vermehrenden Zellen das Mesoderm. Es stimmten somit die Unioniden in ihrer Gastrulation und Mesodermbildung mit allen übrigen Mollusken vollkommen überein.

Die unmittelbar anschließenden Embryonalstufen hat RABL offenbar nicht gesehen oder nicht erkannt; denn von der angeblichen Gastrula mit offenem Prostoma geht er sofort zu den bereits mit einem Schließ-

<sup>1</sup> Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. Wiener Akad. 1875.

<sup>2</sup> Notiz zur Entwicklungsgesch. der Najaden. Diese Zeitschr. Bd. XXVI.

<sup>3</sup> Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. X.

muskel versehenen Larven über, an welchen jenes Prostoma geschlossen, das Entodermsäckchen an das Vorderende (Vorderwulst, Fl.) verdrängt und in der Ablösung vom Rücken begriffen sei, während gleichzeitig der definitive Mund sich als ein gegen das Entodermsäckchen gerichtetes Grübchen des Ektoderms darstelle. Das Mittelschild hätte daher nach RABL mit der Mundbildung nichts zu thun, und die Deutung der dorsalen Einstülpung als Schalengrube (FLEMMING) behandelt RABL wie eine Absurdität.

Der letzte hier zu erwähnende Beobachter, SCHIERHOLZ, konstatirt erstens auf Grund der von ihm beobachteten letzten Metamorphose der Unioniden, dass FLEMMING und RABL das Vorder- und Hinterende verwechselt hätten, und dass FOREL Recht hatte, als er, freilich ohne genügenden Beweis, das Wimperschild als das Hinterende bezeichnete. Im Übrigen bestätigt SCHIERHOLZ die wirkliche Einstülpung der großzelligen Blastulaseite und wiederholt in kurzen Worten die Angaben RABL's über die Abschnürung des Entodermsäckchens, aber offenbar ohne mehr gesehen zu haben als sein Vorgänger; wie denn auch in der Reihe seiner Abbildungen dieselbe Lücke zwischen der »Gastrula« und der mit einer Schließmuskelanlage und einem winzigen Entodermsäckchen ausgestatteten Larve sich zeigt. Hinsichtlich der Mundbildung bestätigt SCHIERHOLZ dagegen die Vermuthung FLEMMING's, dass das von vorn nach hinten rückende Mittelfeld sich zum Schlunde einstülpe; die von RABL angegebene Mundbildung am Vorderwulst übergeht SCHIERHOLZ mit Stillschweigen<sup>1</sup>.

Ich bin nun einer allgemeinen Zustimmung sicher, wenn ich behaupte, dass, selbst nachdem SCHIERHOLZ den Irrthum der früheren Beobachter hinsichtlich der Orientirung der Embryonen und Larven berichtigt hat, die Embryonalentwicklung der Unioniden noch keineswegs befriedigend aufgeklärt, geschweige denn mit derjenigen der übrigen Mollusken in Einklang gebracht ist. FLEMMING blieb bis zuletzt in der Deutung der von ihm gesehenen Einzeltheile unentschieden; selbst wenn man derjenigen den Vorzug giebt, wonach die großzellige »dorsale« Masse eine Schalendrüse darstellt, bliebe es völlig unverständlich, dass die später durchaus normal gebildeten Unioniden, im vollen Gegensatz zu den übrigen Muscheln und Mollusken, während der Embryonal- und Larvenzeit als einzige Darmanlage eine verdickte Stelle der Keimhaut (Entodermwulst) besäßen, also jede Art von Gastrulation entbehrten. — RABL und SCHIERHOLZ erklären wiederum mit großer Sicherheit die vermeintliche Schalendrüse für ein eingestülptes Entoderm, ohne sich an die nothwendige Folgerung zu stoßen, dass die

<sup>1</sup> SCHIERHOLZ, Über Entwicklung der Unioniden. Denkschriften math.-naturw. Klasse Akad. Wien, LV. 1888.

Schale auf der Prostomanaht, und der Mund an der dem Prostoma gegenüberliegenden Keimseite entstände, — Widersprüche gegen die Entwicklungsgeschichte aller anderen Mollusken, welche vor 40—45 Jahren wohl erklärlich waren, heute aber nicht den Schatten der Wahrscheinlichkeit für sich haben.

Diese Überlegung wird es rechtfertigen, dass ich einige im vorigen Herbst an einer Anodontenbrut angestellte Beobachtungen mittheile, obgleich sie von geringem Umfang sind; denn sie scheinen mir trotzdem geeignet, die in den früheren Arbeiten zurückgebliebenen Lücken auszufüllen und die hervorgehobenen Widersprüche zu lösen.

Unter einigen Muscheln (*Anodonta piscinalis*), welche ich zu Demonstrationszwecken öffnete, fand ich eine, deren Kiemen noch eine ziemlich junge Brut enthielten. Die meisten Embryonen besaßen freilich schon ein Schalenhäutchen, einige waren aber noch jünger, die jüngsten in dem Stadium von Fig. 2. Ich beobachtete und zeichnete sie sämmtlich im lebenden Zustande, nur die ältesten Stadien wurden auch in Dauerpräparaten studirt. Alle hier wiedergegebenen Figuren sind so orientirt, dass die künftige Bauchseite des Thieres, vom Munde bis zum After, nach unten, und die linke Körperseite dem Beschauer zu-gekehrt ist.

Fig. 2 zeigt einen blasigen Keim, dessen Scheitelpol nach vorn und oben gekehrt ist. Allerdings habe ich an diesem Embryo die Richtungskörperchen nicht bemerkt; ich fand sie aber bei ähnlichen Embryonen an der Stelle *r*, wo sie auch von den früheren Beobachtern übereinstimmend gesehen wurden. Die den ziemlich weiten Innenraum einschließende einschichtige Zellenwand besteht aus zwei deutlich gesonderten Abschnitten. Der aus kleineren, durchsichtigen Zellen zusammengesetzte Abschnitt umfasst die vordere Rückenhälfte, die Vorderwand, die Bauchseite bis etwas hinter die künftige Aftergegend und die beiden Körperseiten; er umschreibt in der Medianebene einen Bogen von mehr als einem Halbkreise. Der die hintere Rückenhälfte bildende Abschnitt besteht aus großen cylindrischen oder keilförmigen Zellen, welche namentlich nach innen zu sehr dunkel und undurchsichtig sind. Der Mitteltheil dieser großzelligen Platte ist in der Richtung von hinten und oben nach vorn und unten eingebuchtet, so dass ihre Innenfläche stark konvex gegen die innere Höhle vorspringt, ihre Außenfläche aber in der Seitenansicht trichterförmig vertieft erscheint. Doch ist diese Vertiefung augenscheinlich in querer Richtung taschenförmig verbreitert. Am wulstig vortretenden Rande geht diese hintere Rückenplatte oder -tasche durch Verkleinerung ihrer Zellen in die übrige Keimhaut über.

In der centralen Höhle unseres Embryo oder eben der Keimhöhle



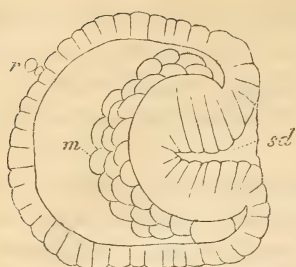


Fig. 1.

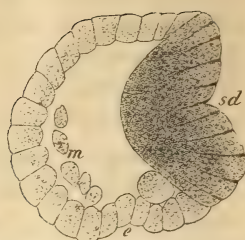


Fig. 2.

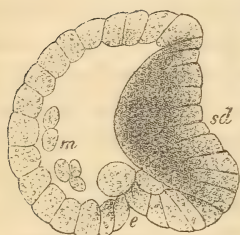


Fig. 3.

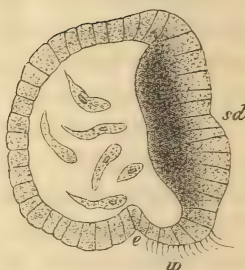


Fig. 4.

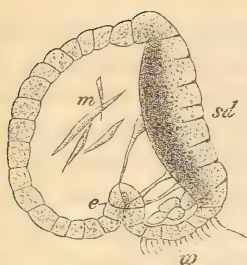


Fig. 5.

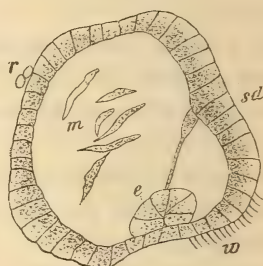


Fig. 6.

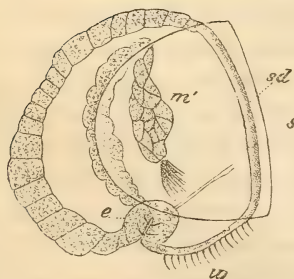


Fig. 7.

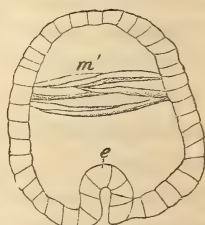


Fig. 8.

Fig. 1. Embryo von Unio nach RABL. Fig. 2 und 3. Zwei Folgezustände desselben Embryo von Anodonta. Fig. 4–7. Folgende Entwicklungsstufen, Alles im optischen Mediandurchschnitt.

Fig. 8. Querdurchschnitt. *e*, Urdarmbucht, Urdarm; *m*, Mesoderm; *m'*, Schließmuskel; *r*, Richtungskörperchen; *sd*, Schalendrüse, Mantel; *s*, Schale; *w*, Wimperfeld.

sehe ich längs der Bauchseite und Vorderwand einige kleine Zellen liegen; eine große Zelle oder vielleicht ein Paar solcher ist in den Winkel zwischen den beiden Keimtheilen am Hinterende eingeklemmt. Die darunter vorgewölbte Partie der Keimhaut ist das spätere Wimperschilde (FLEMMING), dessen Cilien ich an demselben Embryo noch nicht bemerkt habe<sup>1</sup>. Unmittelbar vor dem Wimperschilde ist die Keimhaut wiederum, aber nur in einem sehr kleinen Bereich nach innen eingebuchtet. Diese ventrale Bucht liegt dem Scheitelpol diametral gegenüber.

Einen offenbar ganz ähnlichen Embryo hat FLEMMING in der Fig. 24, Taf. II seiner Studien abgebildet; außer dem Umriss und dem Farbenunterschied beider Keimabschnitte ist aber daran nicht viel zu erkennen. Auch aus dem Text erfährt man nicht, aus was für Zellen der dunkle Abschnitt besteht, und ob die äußere Querfurche der Ausdruck einer wirklichen Einbuchtung ist. Sicher entspricht die ventrale Bucht meiner Abbildung dem »Vorderwulst« (von FLEMMING später Entodermwulst genannt); dieser soll aber eine bloße Verdickung der Keimhaut sein, aus welcher vielleicht die mesodermalen Elemente ins Innere einwandern.

Noch deutlicher ist die Übereinstimmung meiner Fig. 2 mit der von RABL reproducirten »Gastrula«, von welcher ich eine Kopie in der schon angegebenen Orientirung neben meine Abbildung setze. Es bedarf keines Beweises, dass die hintere Rückentasche meiner Fig. 2 mit der EntodermEinstülpung RABL's identisch ist. Letztere ist allerdings tiefer; aber da, wie sich zeigen wird, die Rückentasche sich sehr bald vollständig nach außen ausstülpt, ist es möglich, dass sie kurz vor der Beobachtung ebenfalls tiefer war. Die große Zelle am Hinterende ist eben so unzweifelhaft eine von den beiden Mesodermzellen RABL's, von denen die kleineren Mesodermzellen entstammen sollen, welche in meinem Embryo den Boden der Keimhöhle spärlich bedecken, während RABL sie in größerer Zahl am vermeintlichen Entoderm sah. Ich habe aber keinen Grund daran zu zweifeln, dass die Entstehung des Mesoderms so erfolgt, wie es RABL angiebt. Die ventrale Bucht fehlt dagegen bei RABL vollständig.

Die von SCHIERHOLZ abgebildete »Gastrula« (Fig. 45) unterscheidet sich von derjenigen RABL's nur durch eine noch größere Tiefe der Tasche, eine andere Vertheilung der Mesodermzellen und die Bewimperung des Mittelschildes. Die von mir sogenannte ventrale Bucht hat SCHIERHOLZ eben so wie seine Vorgänger übersehen.

<sup>1</sup> Dass sie nicht leicht zu erkennen sind, geht daraus hervor, dass RABL ihre Existenz bei *Unio* ausdrücklich bestreitet, während FLEMMING und SCHIERHOLZ sie dort eben so bestimmt wie bei *Anodonta* angeben.

Der lebend beobachtete Embryo (Fig. 2) zeigte nach einiger Zeit eine kleine, aber nicht ganz unwichtige Veränderung. Ich sah, wie die große Mesodermzelle aus dem Winkel, wo sie vorher lag, nach vorn verschoben wurde, worauf eine scheinbar kleinere Zelle hinter ihr zum Vorschein kam (Fig. 3). Ob diese Bewegung durch eine Theilung der Zelle oder durch eine Lageveränderung in den umgebenden Theilen bewirkt war, weiß ich nicht; jedenfalls enthalten wenig ältere Embryonen keine große Mesodermzelle mehr, sondern nur zahlreiche kleine, d. h. die größeren gehen in kurzer Zeit durch fortgesetzte Theilungen in kleine Elemente über. Derselbe Embryo zeigt aber noch eine andere bemerkenswerthe Erscheinung. Obgleich ich die Skizzen aus freier Hand angefertigt habe, glaube ich doch richtig gesehen zu haben, als ich die hintere Rückentasche breiter und etwas flacher, die ventrale Bucht dagegen tiefer zeichnete als in Fig. 2.

Dass es sich dabei nicht um Zufälligkeiten handelt, sondern um fortschreitende Umbildungen der genannten Theile, lehrt der nächst ältere Embryo (Fig. 4). Dort ist die Zellschicht, welche die Tasche bildete, recht merklich verändert. Ihre Abplattung und gleichzeitige Ausbreitung ist namentlich an der Innenfläche auffallend, und außen zeigt sich an Stelle der wirklichen Einsenkung nur noch eine oberflächliche quere Furche. Es folgt daraus, dass die vorher taschenförmig eingebuchtete Platte sich in der That allmählich ausstülpt und flach ausbreitet. Die Außenhälften ihrer Zellen sind ferner viel heller geworden als früher. — Die ventrale Bucht tritt in der etwas dünner gewordenen Keimhaut schärfer hervor, und das Wimperfeld ist mit Cilien bedeckt, aus denen eine längere Geißel am oberen Ende vorragt. Das Mesoderm endlich besteht aus lauter gleich großen, kolbigen oder spindelförmigen Zellen, welche von oben nach unten, und zum Theil schräg von einer Körperseite zur anderen gerichtet sind.

Dieser Embryo stimmt offenbar mit dem von FLEMMING in Fig. 25 abgebildeten überein, welcher ebenfalls die quere Furche im dunklen Felde und die gleichen Mesodermzellen zeigt. Doch ist dort weder der optische Durchschnitt der hinteren Rückenplatte, noch das Wimperfeld und die ventrale Bucht sichtbar. Bei RABL und SCHIERHOLZ finden sich, wie schon erwähnt, keine ähnlichen Durchschnittsbilder.

Das nach meinen Beobachtungen nächstfolgende Stadium ist in Fig. 5 dargestellt. Die Rückentasche hat sich in eine beinahe völlig ebene und merklich verdünnte Platte verwandelt, und die ventrale Bucht ist zu einer kleinen und engen aufwärts gerichteten Tasche vertieft und zusammengezogen, welche sich sehr scharf von der übrigen Keimhaut absetzt. Die Zellen des Wimperfeldes sind niedriger, und die Mesodermzellen strangartig geworden, bis auf ein kleines Häufchen



runder Elemente im Bereiche des Wimperfeldes. Ein bis zwei Stränge ziehen regelmäßig vom Scheitel der ventralen Tasche zur Mitte der Rückenplatte. — An einem im Ganzen ähnlichen Embryo (Fig. 6) fand ich die Rückenplatte noch ebener, dünner, und nach beiden Seiten ausgehnt, wo ihre größer und dunkler bleibenden Randzellen die von FLEMMING beschriebene halbkreisförmige Linie vom einen zum anderen Ende der Platte beschreiben (vgl. Fig. 7). Die ventrale Tasche schien mir bereits zu einem kleinen Säckchen abgeschlossen, doch traf ich sie an älteren Larven mit offener Mündung an.

Ich komme zum letzten hier zu beschreibenden Stadium (Fig. 7). Diese Embryonen sind im Ganzen vergrößert, was mir wesentlich durch die Ausbreitung der noch dünner gewordenen und nach außen vorgewölbten Rückenplatte zu erfolgen scheint. Diese Veränderung erstreckt sich auch auf das Wimperfeld, und dicht unter dem früheren Scheitelpol zeigt sich ebenfalls eine etwas dünnere Stelle der Keimhaut, welche nach einem Vergleich mit der Fig. 26 von FLEMMING unzweifelhaft das von ihm sogenannte »Mittelschild« ist. Die Mesodermzellen haben sich zum größten Theil zur Anlage des larvalen Schließmuskels vereinigt, welchen ich niemals mit einem runden Durchschnitt (RABL), sondern mehr in die Länge gezogen im vorderen oberen Körperabschnitt antraf. Die Ansicht eines ähnlichen Embryo gerade von hinten her zeigt uns die queren Muskelzellen in ihrer ganzen Länge, sowie die ventrale Tasche mit ihrer Mündung (Fig. 8). Die von der ventralen Tasche hinaufziehenden Stränge fehlen an solchen Embryonen in der Regel, aber nicht ausnahmslos.

Mit die wichtigste Veränderung ist die Anlage der Schale, welche wie ein Sattel der Rückenplatte aufliegt, und mit ihren Seitenrändern bis auf den dicken Rand dieser Platte hinunterreicht. Ihr oberer oder Schlossrand verläuft ziemlich gerade und überragt sehr bald das Vorder- und das Hinterende der darunter liegenden Platte.

Dieses Entwicklungsstadium ist allen früheren Beobachtern bekannt gewesen. Nur sieht FLEMMING an Stelle der ventralen Tasche immer noch die einfache Verdickung der Zellschicht (Vorder-Entodermwulst), wogegen RABL und SCHIERHOLZ dort ein geschlossenes, durch einen Strang mit der Rückenplatte zusammenhängendes Säckchen finden. Wie weit diese Beobachtungen und die darauf gestützten Deutungen begründet waren, werde ich weiter unten erörtern. Zunächst ist es für das Verständnis meiner eigenen Beobachtung wichtig zu konstatiren, dass die von mir beschriebene ventrale Bucht mit dem Entodermwulst und dem Entodermsäckchen identisch ist, welches namentlich nach den bis ans Ende der Entwicklung ausgedehnten Untersuchungen von SCHIERHOLZ thatsächlich sich in den Urdarm verwandelt.

Ist also die ventrale Tasche, deren Entwicklung ich von Anfang an beobachtete und schilderte, nichts weiter als der Urdarm, so ist eben der störendste Widerspruch der früheren Darstellungen beseitigt und die Embryonalentwicklung der Unioniden mit derjenigen aller übrigen Muscheln und Weichthiere überhaupt in Übereinstimmung gebracht.

Die jüngsten von mir beobachteten Embryonen waren blasige Gebilde, welche in ihrem Inneren oder der Keimhöhle bereits ein Mesoderm in Form einer oder zweier großen proliferirenden Zellen enthielten, welche am künftigen Hinterende des Thieres lagen und unzweifelhaft so wie es RABL beschrieb, eingewandert waren. Dieselben Embryonen zeigten ferner als Vorbereitung einer Urdarmbildung eine flache Bucht unmittelbar vor den Mesodermzellen, also im Bereich der künftigen Bauchseite und schräg gegenüber dem Scheitelpol. Diese Bucht vertieft und verengt sich später allmählich zu einer in die Keimhöhle vorspringenden Tasche, deren Mündung wenigstens noch an den jüngeren schalentragenden Larven offen ist. Dieser Zusammenhang mit dem Ektoderm bezeichnet aber nicht den künftigen Mund (RABL), sondern ist nur das zusammengezogene Prostoma, während die viel später erscheinende Schlundeinstülpung sich mit dem ins Innere vorragenden Grunde des Urdarmes verbindet<sup>1</sup>. In allen diesen Vorgängen wiederholt sich also grundsätzlich das, was von der Gastrulation anderer Muscheln bekannt ist. So wandern z. B. bei *Cyclas* ebenfalls zuerst die Mesodermzellen in die Keimhöhle ein, bevor die Einstülpung des Urdarmes erfolgt<sup>2</sup>, und dieser bleibt gleichfalls lange mit seinem Hinterende am Ektoderm haften. — Was endlich die Rückentasche unserer Embryonen betrifft, so lässt sowohl ihre Lage in der hinteren Rückenhälfte, wie ihre allmähliche Ausstülpung und sattelförmige Ausbreitung, wobei auf ihrer Oberfläche das Schalenhäutchen entsteht, gar keine Zweifel übrig, dass sie die Schalendrüse ist, wie sie allen Weichthieren in gleicher Lage, Bildung und Fortentwicklung zukommt. Selbst das postorale Wimperfeld unserer Embryonen ist nur eine Wiederholung der gleichen Bildung anderer Muscheln, z. B. *Teredo*.

Jetzt lässt sich auch übersehen, worin die früheren Beobachter gefehlt haben. Ihnen allen ist die eigentliche Entwicklung des Urdarmes völlig entgangen, wodurch auch einzelne richtige Deutungen anderer Körpertheile zu leiden hatten. FLEMMING's letzte Annahme, dass der Vorderwulst die Stelle der Urdarmbildung sei und die dunkle Rückenplatte einer Schalendrüse entspreche, ist an sich ganz richtig. Da er aber weder von der Metamorphose jener Platte, noch von der

<sup>1</sup> Vgl. SCHMIDT, Zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Archiv für Naturgesch. Jahrg. 54. 1885.

<sup>2</sup> ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea*. Diese Zeitschr. Bd. XLI.

Entstehung des Urdarmes selbst etwas wusste, gab er gleichzeitig die Möglichkeit zu, dass der letztere aus der Platte hervorgehe und sich darauf erst mit dem Entodermwulst verbinde. Dadurch zerstörte er aber, wie auch die Folge lehrte, die Glaubwürdigkeit seiner ersten Deutung. Aber auch abgesehen von dieser Unentschiedenheit blieb FLEMMING bis zuletzt in dem Irrthum, dass der von ihm Anfangs völlig übersehene Urdarm erst nach der SchlundEinstülpung, wofür er das vertiefte Mittelschild hielt, und was das Auffälligste ist, räumlich vor derselben entstände. Angesichts aller dieser Widersprüche wird man nicht behaupten können, dass FLEMMING im Grunde doch das Richtige erkannt habe.

RABL's ganz entgegengesetzte Deutungen sind ebenfalls darauf zurückzuführen, dass er die Entstehung des Urdarmes übersah, und zwar weil seine Beobachtungen, wie ich schon hervorhob, eine empfindliche Lücke in der kritischen Zeit aufweisen. Er kennt nur Embryonen mit einer tiefen Schalendrüse, aber ohne Darmanlage und dann erst wieder solche, deren Schalendrüse bereits eben ausgebreitet ist, deren taschenförmiger Urdarm mit einem mehr oder weniger deutlichen Prostoma am Ektoderm hängt und welche schon den embryonalen Schließmuskel besitzen. Im Gegensatz zu FLEMMING konnte RABL sich nicht zu der Annahme entschließen, dass die Darmbildung der Unioniden ohne eine embryonale Gastrulation und noch dazu später erfolge als die Entwicklung der Schalendrüse. Folglich erklärte er die von HAECKEL und ihm beobachtete tiefe Schalendrüse für eine Entodermeinstülpung deren Grund zum späteren Entodermsäckchen würde. Die Zeichen der Ablösung dieses Säckchens vom Rücken glaubte er in dem zwischen beiden ausgespannten Mesodermstrang zu sehen, welchen er für den atrophirenden Stiel des Säckchens hielt. Auch für die von ihm bemerkten Prostomareste wusste er eine Erklärung zu finden: es sei dies der sekundäre, durch eine Ektodermeinstülpung entstandene Mund. In der Fig. 54 sieht man alle diese Dinge recht gut illustriert; da aber RABL selbst diese Figur für eine schematische Wiedergabe des in den anderen Figuren dargestellten Zustandes erklärte, so haben wir uns zunächst nur an diese zu halten. Da ist aber weder eine MundEinstülpung noch ein bis zum Rücken reichender, mit ihm kontinuierlich zusammenhängender Entodermschlauch zu sehen, sondern nur ein mehr oder weniger deutliches geschlossenes Säckchen, welches Anfangs durch einen Strang mit der Rückenplatte zusammenhängt (Fig. 53, 55) und nach dessen Schwunde auf der Oberfläche des ventralen Ektoderms ausmündet (Fig. 56). Thatsächlich hat also auch RABL die Entwicklung des Urdarmes überhaupt nicht vor Augen gehabt, sondern sie durchweg theoretisch konstruiert, wobei ihn gerade die im Allgemeinen



richtige Voraussetzung, eine Entodermeinstülpung finden zu müssen, irre führte, indem die äußerlich dazu so gut passende Schalendrüse ihn über alle Bedenken gegen eine solche Deutung hinwegsehen ließ.

SCHIERHOLZ endlich muss das über RABL gefällte Urtheil im Allgemeinen theilen. Allerdings stellte er, wie wir sehen, die richtige Orientirung der Embryonen und Larven fest; in Bezug auf die Urdarmbildung wiederholte er aber ohne genügende Nachuntersuchung einfach RABL's Ansicht.

---

Aus diesem kritischen Exkurse geht hervor, dass bei meinem Widerspruch gegen die Darstellung meiner Vorgänger nicht sowohl Beobachtungen gegen Beobachtungen stehen, sondern gerade der Mangel an entscheidenden Beobachtungen bei Jenen ihre zum Theil gewagten und unbefriedigenden Deutungen hervorrief, während ein glücklicher Zufall mich in die Lage versetzte, die Beobachtungslücken auszufüllen und eine glaubwürdige Darstellung zu liefern. Freilich ist damit die Entwicklungsgeschichte der Unioniden nicht aller Besonderheiten entkleidet; diese bleiben aber durchweg im Rahmen des allen Muscheln gemeinsamen Entwicklungsganges und lassen sich mit großer Wahrscheinlichkeit als Folgen des Parasitismus der Larven deuten.

Die auffälligste dieser Besonderheiten in der von mir allein berücksichtigten Periode ist die späte Erscheinung des Urdarmes, nach der Bildung der Schalendrüse, so wie seine geringe Größe und langsame Fortentwicklung. Diese ganze Verzögerung der Darmentwicklung harmonirt aber vollkommen mit dem Umstande, dass die parasitische Larve noch monatelang die normale Nahrungsaufnahme entbehren muss und unterdess in den von BRAUN beschriebenen »pilzförmigen Körpern« besondere larvale Ernährungsorgane zu besitzen scheint. Auch wissen wir, dass auch andere während des Parasitismus unbrauchbare Organe, z. B. der Fuß, eine ähnliche Verzögerung ihrer Entwicklung erfahren. Von einer wirklichen »Atrophie und Rückbildung« des Darmes in Folge des Parasitismus (RABL) kann aber natürlich nicht die Rede sein.

Die frühe Anlage der Schale und mithin der Schalendrüse ist aber wiederum daraus zu erklären, dass dieses Organ für die Einleitung des parasitischen Lebens durch die Befestigung der Larve am Wirth von größter Bedeutung ist. Und ähnlich verhalten sich alle übrigen Besonderheiten unserer Larven: es sind durchweg Anpassungen an ihre besondere Lebensweise.

Strassburg, im December 1890.

---

# Über die Entwicklung von Hydra.

Von

Dr. August Brauer,

Assistenten am zoologischen Institut in Berlin.

(Aus dem zoologischen Institut zu Berlin.)

---

Mit Tafel IX—XII.

---

Die Entwicklung von Hydra ist bisher, wenn man von älteren Arbeiten absieht, von KLEINENBERG (83)<sup>1</sup>, KERSCHNER (82) und KOROTNEFF (95) untersucht worden; eine Übereinstimmung in den Resultaten ist aber nicht erzielt worden. Nach KLEINENBERG bildet sich durch eine totale, äquale Furchung eine Morula aus, durch Delamination entstehen die beiden Keimblätter. Das Ektoderm wird für die Schalenbildung vollständig verwandt, und erst nach dem Freiwerden des Embryos aus der Schale bildet es sich von Neuem aus dem Entoderm. KERSCHNER, welcher leider seine Resultate nur in Form kurzer Sätze ohne Abbildung veröffentlicht hat, weicht von KLEINENBERG besonders in folgenden drei Punkten ab: 1) es entsteht keine Morula, sondern eine Cöloblastula, 2) das Entoderm entsteht durch polare Einwucherung von Zellen, und 3) das primäre Ektoderm geht in das definitive kontinuierlich über. KOROTNEFF bestätigt zwar die ersten beiden Punkte, in Bezug auf das Schicksal des Ektoderms aber neigt er sich mehr KLEINENBERG's Ansicht zu, indem nach ihm dasselbe bei Hydra aurantiaca vollständig, bei Hydra fusca aber nur theilweise bei der Schalenbildung verloren geht.

Diese strittigen Punkte, besonders also das Schicksal des Ektoderms, zu entscheiden war Anfangs das Ziel der vorliegenden Untersuchung. Im Laufe derselben ergab sich aber völlig unerwartet für die Entodermbildung ein abweichendes Resultat, und dieses veranlasste

<sup>1</sup> Die Zahlen beziehen sich auf das Litteraturverzeichnis.

mich, die ganze Entwicklung der Hydra wieder zu untersuchen, um die früheren Angaben zu bestätigen, bezw. zu berichtigen und zu ergänzen.

Die Untersuchung wurde im April 1890 begonnen und bis auf die letzte Periode der embryonalen Entwicklung bis Ende August fertig gestellt; leider gingen mir die für das Studium derselben gesammelten Eier zu Grunde. Im Oktober und November gelang es mir neues Material zu erhalten, das mich zum Ziel führte und mir werthvoll war zur Ergänzung und Bestätigung der im Sommer erhaltenen Resultate. Im December wurde die Untersuchung abgeschlossen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrath Professor Dr. F. E. SCHULZE sowie den Herren Privatdocenten Dr. K. HEIDER und Dr. E. KORSCHULT für das Interesse, die Anregung und den vielfachen Rath, welchen ich bei meinem Arbeiten gefunden habe, meinen besten Dank zu sagen.

### Methoden der Untersuchung.

Wegen der Undurchsichtigkeit des Hydra-Eies lassen sich durch Beobachtung des lebenden Eies nur wenige sichere Resultate gewinnen; was gesehen werden kann, hat zum größten Theile bereits KLEINENBERG (85) richtig und sehr genau beobachtet. Um einen größeren und zuverlässigeren Einblick in die Vorgänge zu gewinnen, muss man das Ei konserviren und schneiden.

Die Konservirung der unbeschalten Eier geschah ausschließlich mit FLEMMING'scher Lösung, die der beschalten Eier, da kalte Flüssigkeiten schlecht eindringen und daher schlechte Bilder lieferten, mit heißem Sublimat. Zur Unterscheidung der Dotterkörner, der sogenannten Pseudozellen, von den Kernen wurde Anfangs Doppelfärbung (Boraxkarmin und Malachitgrün) angewandt, später, da die Kernfärbung dadurch zu schwach wurde, beschränkte ich dieselbe auf die beschalten Eier und färbte die anderen Eier mit GRENACHER's Hämatoxylin (bis 42 Stunden); ausgewaschen wurde mit salzsaurem Alkohol.

Als Einbettungsmasse wurde Paraffin verwandt. Beim Schneiden bereiteten nur die älteren beschalten Eier, besonders diejenigen der Hydra grisea Schwierigkeiten. Es wollte mir Anfangs trotz größter Vorsicht nicht gelingen, einen Schnitt durch ein derartiges Ei zu legen, bis ich mit der Mastixlösung, welche mir Herr Dr. HEIDER, der sie bei seiner Arbeit über »die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus*« (Thl. I, p. 42) benutzt hatte, empfahl, jeden Schnitt vor dem Schneiden überstrich.



### Material.

Das Material zur Untersuchung gaben folgende nicht-grüne Arten<sup>1</sup>:

1) *Hydra grisea* L.<sup>2</sup>: diese Art erhielt ich im April aus Eiern, welche sich im Schlamm aus Gräben bei Berlin, der zur Gewinnung von *Apus productus* gesammelt war, befunden hatten. Nach Entwicklung einiger Knospen ging ein Theil zur geschlechtlichen Fortpflanzung über, der andere vermehrte sich bei guter Fütterung ungeschlechtlich weiter und entwickelte erst in Perioden im Mai und Juni Hoden und Ovarien. Einige wenige Eier erhielt ich noch im Juli und August. Alle Thiere waren, so weit ich gesehen habe, Zwitter, die Hoden lagen zwischen der Mundbasis und den Eiern, selten einige noch zwischen letzteren. Alle Eier fielen ab, nachdem sie eine dicke Schale, welche ringsum mit großen, an der Spitze oft verzweigten Zacken besetzt ist, gebildet hatten (Fig. 4, Taf. XII). Nach dem Abfallen entwickelt sich unter dieser äußeren Keimhülle noch eine dünne Haut, die »innere Keimhülle«. Die Mutterthiere blieben nach der Ablösung der Eier am Leben; ein Thier, das mit drei Eiern isolirt war, entwickelte 40 Tage nach dem Abfallen derselben nochmals drei Eier. Nur einige unter den isolirten Thieren kränkelten und starben. Die höchste Anzahl gleichzeitig entwickelter Eier betrug sieben.

Die weitere Entwicklung des Embryos soll 1 bis 2 Monate nach der Ablage der Eier vor sich gehen (z. B. M. SCHULTZE [150] und KLEINENBERG [85]).

Die Eier von *H. grisea* sind bis jetzt sicher beobachtet von TREMBLEY (161, p. 196 ff., Taf. X, Fig. 2) im Herbst und Beginn des Winters, von

<sup>1</sup> Die Bestimmung geschah auf Grund der äußeren Formverhältnisse, welche aber schwanken und deshalb allein keine sichere Bestimmung zulassen, und auf Grund der Verschiedenheit der Nesselkapseln nach JICKELI (72). NUSSBAUM (136, p. 272) irrt, wenn er angiebt, JICKELI habe auf Grund der Größenverhältnisse der Nesselkapseln die Arten unterschieden. Nicht auf die Größe, sondern auf die Form legt JICKELI Gewicht; p. 394 heißt es bei Letzterem: »Jede dieser Formen von Nesselkapseln ist nur in der Größe etwas variabel, sonst aber so beständig, dass schon die Entwicklungsstadien unterschieden werden können etc.«. Ferner möchte ich hier noch folgende Citate bei NUSSBAUM im Interesse späterer Forscher berichten: TREMBLEY (161) hat nicht die Eier von *H. fusca* gesehen, wie NUSSBAUM p. 352, 353 angiebt, sondern die von *H. grisea*. P. 197 sagt TREMBLEY: je dois encore avertir que je n'ai trouvé de petits corps sphériques (= Eier), que sur les Polypes de la seconde espèce (d. i. = *Hydra grisea*). Dann hat TREMBLEY die Hoden bei beiden Arten, nicht nur bei *H. fusca* gesehen. Die Abbildung ROESSEL's (143, Taf. LXXXIII) bezieht sich nicht auf die Eier von *H. fusca* (NUSSBAUM, p. 352), sondern auf die von *H. grisea*.

<sup>2</sup> Über die Bezeichnungen vgl. NUSSBAUM, 136, p. 272, 273.

RÖSEL (143, p. 500, 504, Taf. LXXXIII, Fig. 1, 2) im Herbst, von PALLAS (137, p. 34) im Herbst, von EHRENBURG (23, p. 115 ff., Taf. II) im Anfang Juni, von DUJARDIN und LAURENT (144, p. 97) im Frühjahr und Herbst, von M. SCHULTZE (150) im Mai und im Herbst, von v. SIEBOLD (156, p. 51), von KLEINENBERG (85) von September bis Januar, von NUSSBAUM (136) im August und im Winter.

2) *Hydra fusca* L.: Diese Art fand ich während eines vierzehntägigen Aufenthaltes im Oktober in Oldenburg (Großherzogthum), wo neben *H. viridis* *H. fusca* die vorherrschende Art sein soll, auf *Elodea* in einem Graben, in welchem der Wasserstand in Folge des Gezeitenwechsels derart sich änderte, dass zur Zeit der Fluth die *Elodea*massen vom Wasser bedeckt waren, zur Zeit der Ebbe dagegen fast trocken lagen, so dass nur an den von der Pflanze freien Wasserrinnen die Hydren sich entfalten konnten. Dieses war besonders in der zweiten Woche meines Aufenthaltes der Fall, in der ersten war der Wasserstand in Folge vielen Regens den ganzen Tag über ein ziemlich hoher. In der ersten Woche nun fand überwiegend ungeschlechtliche Vermehrung statt, in der zweiten geschlechtliche. Die letztere war theilweise so stark, dass auch die noch am Mutterthiere festsitzenden Knospen die Anlage von Ovarien zeigten. Hoden und Ovarien fanden sich auch bei dieser Form an ein und demselben Thier. Die höchste Anzahl gleichzeitig entwickelter Eier betrug fünf. Die Eier fielen nicht ab, sondern wurden angeklebt. KOROTNEFF (95, p. 317), welcher diese Art auch untersucht hat, aber irrthümlich *H. aurantiaca* (d. i. = *grisea*) nennt, giebt an, die Eier entwickelten die Fortsätze, mit welchen die Schale besetzt ist, wenn sie noch am Mutterthiere saßen, fielen dann ab und klebten sich an Pflanzen an. Meine Beobachtungen weichen hiervon ab. Wenn der Keim zweischichtig geworden ist, dann zieht sich das Mutterthier zusammen, so weit, dass das Ei das Blatt, auf dem ersteres sitzt, berührt. Das Ei klebt sich dann mittels eines von den Ektodermzellen ausgeschiedenen Sekretes fest, löst sich allmählich von der Mutter los, plattet sich ab, und entwickelt jetzt erst eine Schale, die nur auf der freien Seite kurze Zacken trägt, die an der Spitze auch etwas verzweigt sein können, und dann eine innere Keimhülle (Fig. 6, Taf. XII). In anderen Fällen kontrahirte sich nicht das Mutterthier, sondern neigte den oberen Körpertheil nach der Seite und unten so weit, dass das Ei die Unterseite oder den Rand desselben Blattes oder Stengels, auf dem das Thier saß, oder auch eines benachbarten berührte und sich hier festkleben konnte. Hat das Ei sich mit einem Theil festgeklebt, so muss das Mutterthier in der angenommenen Lage so lange verharren, bis das Ei sich ganz von ihm losgelöst hat, was nach

meinen Beobachtungen mehrere Stunden dauert; dann scheint das Thier von der Stelle, wo das Ei angeklebt ist, fortzurücken und in einiger Entfernung oder auf einem anderen Blatt erst das nächste Ei abzusetzen. Wenigstens habe ich niemals mehrere Eier direkt neben einander gefunden.

Die Zeit zwischen der Ablage der Eier und dem Beginn der weiteren Entwicklung des Embryos ist dieselbe wie bei *H. grisea*.

Dieses Ei ist außer von KOROTNEFF beobachtet zuerst von LAURENT (111), auf dessen Angaben ich unten näher eingehen werde, dann von HANCOCK (31, p. 284) bei einer Art, die der *H. fusca* nahe stehe, hermaphroditisch sei und vier bis fünf Eier entwickle; die Beschreibung der Ablage und der Form der Eier stimmt mit der meinigen überein: »the egg was observed to separate from the parent, and to move slowly away«; das Ei wird dann umgeben »by a narrow, transparent rim, indicating the presence of a distinct chorion; the under side of the egg being flattened, the upper side convex, opaque and rosy as at first«. Ferner haben dieses Ei wahrscheinlich gesehen WAGLER und GOEZE (163, p. 707) und LEYDIG (114), da die Eier, welche sie gefunden haben, an Blätter und andere Gegenstände angeklebt worden waren.

3) *Hydra* sp.? In einem meiner Hydra-Aquarien hatten sich Hydren, welche ich nach ihren äußeren Formverhältnissen (lange Arme, abgesetzter Fuß, Farbe) für *H. fusca* hielt, im September in Folge guter Fütterung durch Knospung stark vermehrt. Als ich Mitte Oktober nach Berlin zurückkehrte, waren sie, da sie vier Wochen lang gehungert hatten, in der Größe stark zurückgegangen. Überreichliche Nahrung, die ich ihnen jetzt gab, ließ sie aber rasch wieder zu sehr kräftigen Thieren heranwachsen. Anfang November wurde ein Theil geschlechtsreif. Zu meinem Erstaunen entwickelte aber über die Hälfte nur Hoden, und zwar nicht nur im oberen Theile des Körpers, sondern überall zwischen der Mundbasis und dem Beginn des kurzen Stieles (Fig. 4, Taf. XII). Die Hoden waren oft von solcher Größe, dass ich sie bei oberflächlicher Betrachtung für Anlagen von Ovarien hielt; genauere Untersuchung und Schnitte lehrten aber, dass es Hoden waren, welche mit reifen Spermatozoen dicht gefüllt waren. Die Anzahl betrug im Durchschnitt 25—30, oft aber war sie noch größer. Diese Thiere entwickelten auch später keine Eier, wohl aber wieder Knospen. Es waren mithin rein männliche Hydren.

Die übrigen Thiere bildeten, so weit ich gesehen habe, nur Eier und zwar ebenfalls in sehr großer Anzahl; Thiere mit 10 Eiern zu gleicher Zeit waren nicht selten.

Die Eier wurden ebenfalls, wie die sub 2 beschriebenen, angeheftet,



aber in etwas anderer Weise. Wenn dieselben, und wie es scheint, erst wenn alle, die das Mutterthier entwickelt hat, zweischichtig geworden sind, dann kontrahirt sich dasselbe wieder so weit, dass meist alle Eier, selbst diejenigen, welche oben am Körper sitzen, den betreffenden Gegenstand, auf dem es sitzt, berühren. Durch die starke Kontraktion gerathen die am tiefsten sitzenden Eier oft fast unter das Mutterthier. Die Eier kleben sich dann fest, bleiben aber kugelig; sie entwickeln eine Schale, welche mit nur kurzen Höckern besetzt ist, so dass sie fast glatt erscheint, und welche so dünn ist, dass das Ektoderm und das Entoderm als heller Ring und dunkle Innenmasse durchscheinen; es wird dann auch noch eine innere Keimhülle gebildet (Fig. 5, Taf. XII). Das Mutterthier bleibt in diesem stark kontrahirten Zustande in der Mitte der im Kreise um sie angeordneten Eier (Fig. 2, Taf. XII) oft mehrere Wochen lang ruhig sitzen; oft schlüpfen Embryonen schon aus, bevor die Mutter sich wieder aufrichtet und von den Eiern entfernt. Ist die Unterlage schmal, oder sitzt das Thier nahe dem Rande eines Blattes, so gerathen einige Eier auf die Unterseite; auch kommt es vor, dass nicht alle Eier die Unterlage erreichen können, alsdann heften sie sich an den unter ihnen liegenden Eiern fest.

Das Sekret, mit welchem die Eier festgeklebt werden, scheint nicht nur wie bei den sub 2 beschriebenen Eiern von den Ektodermzellen des Keimes ausgeschieden zu werden, sondern auch — vielleicht sogar ausschließlich — von denen des Mutterthieres, besonders seines unteren Theiles, dem die Eier zunächst anliegen. Das Ektoderm zeigt hier nämlich dasselbe drüsige Aussehen wie sonst nur die Basalplatte, und man findet den Raum zwischen der Unterlage, dem Ei und dem Mutterthier durch Sekret ausgefüllt. Diesem Umstande schreibe ich auch das lange Beharren des letzteren in der ungewöhnlichen Lage zu; es kann sich dann schwer von den Eiern bezw. der Sekretmasse loslösen.

Schon 14 Tage nach der Kontraktion des Mutterthieres wurden drei Embryonen frei, andere nach verschieden längerer Zeit.

Um meine eigenen Beobachtungen zu vervollständigen, muss ich noch angeben, dass ich am Ende meines Aufenthaltes in Oldenburg in einem Teiche, der mit dem Graben, in dem die sub 2 beschriebene Hydra lebte, in direkter Verbindung stand, ebenfalls in großer Menge derartige männliche Hydren fand. Dieselben waren nur noch größer, ausgestreckt ohne die Tentakeln oft  $2\frac{1}{2}$  cm lang, und trugen noch mehr Hoden (bis etwa 50). Zugehörige weibliche Thiere habe ich nicht gefunden, allerdings auch nicht gesucht, da ich damals diese Thiere für abnorm hielt.

Solche rein männliche Hydren sind auch früher schon beobachtet,

aber die Hoden sind fast immer für Krankheiten angesehen oder wenigstens nicht als solche erkannt: zuerst von TREMBLEY (161, p. 198), der auch schon eine gute Abbildung (Taf. X, Fig. 4) giebt; er bemerkt hierüber: »ces excrescences sont quelquefois en si grand nombre sur le même Polype, qu'elles se touchent presque: c'est ce qu'on remarque principalement sur ceux à longs bras (d. i. = *H. fusca*). Elles n'occupent dans les Polypes de cette espèce que la portion la plus large de leur corps, celle qui est comprise entre la tête et le commencement de la queue«. Dann giebt BAKER (3, p. 29) eine Abbildung, bezeichnet aber nicht näher die Art. Wahrscheinlich ist auch der von NUSSBAUM (136) in der Fig. 48 abgebildete Polyp ein männliches Thier, wenn auch die Erklärung der Figur nur sagt: »eine in FLEMMING'scher Mischung abgetödtete *Hydra fusca* zu Anfang November mit buckelig über das Niveau des Ektoderm hinausragenden Geschlechtsprodukten«. Wie mir Herr Dr. WELTNER mittheilt, hat er auch solche Männchen im Herbste häufiger im Tegeler See beobachtet, weibliche Thiere aber nicht gesehen. Die Eier scheint KOROTNEFF gesehen zu haben; er theilt Folgendes mit: »Bei *H. fusca* sehen wir das Ei ganz dem Mutterkörper angewachsen, und es ist nicht das Ei, sondern der frei schwärmende Embryo, der nach dem Platzen der Eischale die Hydramutter verlässt.« Dann giebt er für das kugelig bleibende Ei eine »ganz glatte Eischale« an, unter der sich auch eine »Dottermembran« (= innere Keimhülle) entwickeln soll. Trotz dieser dürftigen und zum Theil sicher irrigen Angaben glaube ich aber doch besonders im Hinblick auf seine Abbildungen annehmen zu dürfen, dass er dasselbe Ei beobachtet hat.

Weit wichtiger und genauer als diese Angaben sind die von LAURENT (444). Dieser Forscher hat die beiden sub 2 und 3 beschriebenen Eier gesehen. Das erstere bildet er ab Taf. II, Fig. 4, 3, und besonders Fig. 6a, das letztere in vielen Figuren derselben Tafel. Beide Eier sollen nach ihm der *H. grisea* zugehören; seine Abbildungen scheinen aber eher zu zeigen, dass er *H. fusca* gehabt hat. Die sub 2 von mir beschriebenen Eier scheint er nur im Freien gefunden zu haben, die sub 3 beschriebenen bei Hydren, die er in Aquarien hielt. Die Ursache der Produktion von zweierlei Eiern bei einer Art sieht er in der Menge und der Art der Nahrung. Seine Beobachtungen über die Bildung der sub 3 beschriebenen Eier stimmen mit den meinigen überein. Nachdem er die Thiere sehr reichlich gefüttert, mit Nahrung »vollgestopft« hatte, »nous vimes«, so heißt es p. 46, »dans les derniers jours d'octobre 1840 et les premiers jours de novembre quelques individus dont tout le corps, excepté les bras et le pied, présentait une turgescence uniforme jaunâtre et translucide«. »Cette turgescence fut

bientôt suivie de l'éruption d'un grand nombre de tumeurs d'apparence pustuliforme.« Ein Theil dieser Thiere bildete Hoden (Fig. 4 b), die LAURENT aber für Krankheiten ansieht, ein anderer Eier und auch in sehr großer Zahl. Er beschreibt (p. 79) und bildet richtig ab, wie die Mutter sich zusammenzieht und allmählich mit ihren Eiern die oben beschriebene Lage einnimmt. Zuweilen sollen die Mutterthiere sich wieder erheben und von den Eiern fortrücken, meist aber in der Mitte der Eier sterben. Seine Fig. 14—14 zeigt, dass die Eier auch einzeln an verschiedenen Stellen, nicht im Kreise vereint abgesetzt werden können, was ich nicht beobachtet habe. LAURENT hat ferner auch die Entwicklung aus dem Ei verfolgt.

Diese Angaben sind die einzigen, welche ich in der Litteratur über die sub 2 und 3 geschilderten Eier gefunden habe. Sie sind wichtig, in so fern sie zeigen, dass die von mir beobachteten Eier nicht abnorm sind, ihre Form lokalen Einflüssen verdanken, gegen welche Möglichkeit auch die Beobachtung der männlichen Thiere in großer Zahl im Freien, und die normale Entwicklung der Eier wie der Keime sprechen. Die Angaben geben aber keine sichere Auskunft darüber, zu welcher Art die Hydren gehören.

Wenn man von der von RÖSEL angegebenen, später aber mit Sicherheit nicht wieder beobachteten vierten Art, dem »blassen, strohgelben Polypen«, absieht, mit welcher auch keine der beiden von mir gefundenen Hydren identisch ist, so sind bisher zwei nicht grüne Arten, *H. fusca* und *H. grisea*, unterschieden. So weit ich angeben kann, zeigen die äußeren Formverhältnisse und die Form der Nesselkapseln am meisten Ähnlichkeit mit *H. fusca*. Es wäre aber möglich, da man zur Unterscheidung der Arten fast ausschließlich Hydren, welche sich ungeschlechtlich fortpflanzten, benutzt hat, dass die als *H. fusca* beschriebenen Hydren in Wirklichkeit zwei Arten wären, deren Unterschiede nur während der geschlechtlichen Fortpflanzung zu Tage kämen.

Es liegen mithin zwei Möglichkeiten vor: entweder ist das eine der sub 2 und 3 beschriebenen Thiere *H. fusca* und das andere eine neue, bisher nicht erkannte Art, oder beide sind identisch mit *H. fusca*, und diese eine Art entwickelt, wie schon LAURENT annimmt, Eier von zweierlei Form; für die erstere Möglichkeit sprechen die großen Verschiedenheiten (getrenntes Geschlecht, Ablage, Form und Bau des Eies und die im Vergleich mit den anderen Formen frühzeitig nach der Ablage eintretende embryonale Entwicklung), für die letztere besonders die Ähnlichkeit der äußeren Form und der Form der Nesselkapseln, ferner der Umstand, dass oft wo sie bis jetzt beobachtet sind, beide an einem Orte beobachtet wurden, und endlich theilweise jene



Verschiedenheiten (besonders die dünne Schale und die rasche Entwicklung).

Ich wage diese Frage aber nicht eher zu entscheiden, als bis mir eine neue sorgfältige Prüfung beider Hydren auch während der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ermöglicht ist oder bis mir der Nachweis gelungen ist, dass die aus dem einen Ei sich entwickelnden Polypen auch das andere Ei bilden können.

In der Darstellung werde ich die sub 2 beschriebene Hydra als *H. fusca*, die andere als *Hydra sp.?* bezeichnen. Ist keine Form besonders genannt, so gilt die Darstellung für alle drei.

Wie die Entscheidung der Frage aber auch ausfallen möge, auf jeden Fall scheint mir in der Ablage und in der Form des Eies und in dem Bau der Schale ein neues wichtiges zur Unterscheidung der Hydra-Arten verwendbares Merkmal gefunden zu sein.

Ich stelle die Unterschiede noch einmal übersichtlich zusammen:

1) *Hydra viridis* L. (Fig. 3, Taf. XII): Ei fällt ab, Form kugelig, Schale fast glatt.

2) *Hydra grisea* L.: Ei fällt ab, Form kuglig, Schale ringsum mit großen, an der Spitze meist verzweigten Zacken besetzt.

3) *Hydra fusca* L.: Eier werden einzeln angeklebt, Form unten flach, oben konvex, Schale nur auf der oberen Seite mit kurzen Stacheln besetzt.

4) *Hydra sp.?*: Eier werden meist gleichzeitig an einer Stelle angeklebt, Form kuglig, Schale mit kurzen Höckern ringsum besetzt.

### Reifung und Befruchtung.

(Taf. IX, Fig. 4—17; Taf. X, Fig. 4.)

Obwohl wegen der Undurchsichtigkeit und wegen des großen Dotterreichthums des Hydra-Eies sowie wegen der Kleinheit der Elemente die Aussicht, mehr Einsicht in die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge zu gewinnen als es früheren Autoren, besonders KLEINENBERG gelungen war, sehr gering erschien, glaubte ich dennoch den Versuch nicht unterlassen zu sollen, weil Beobachtungen über diese Vorgänge bei den Cölenteraten nur in sehr geringer Zahl vorliegen, und daher ein weiterer Beitrag nicht werthlos war, und dann weil zur richtigen Beurtheilung der Entodermbildung eine genaue Orientierung des Eies sich als nothwendig erwies.

Die Untersuchung stellte sich als durchaus nicht so schwierig heraus wie ich erwartet hatte. Eine genaue Beobachtung des lebenden Eies und ein Vergleich mit den durch Schnitte gewonnenen Resultaten zeigte bald, dass parallel mit den im Inneren sich abspielenden Vor-

gängen konstant charakteristische, leicht erkennbare äußere Veränderungen der Form des Eies einhergehen, so dass es möglich war, auch mit geringem Material wenigstens die wichtigsten Stadien zu gewinnen. Um in das Detail einzudringen und lückenlose Serien zu erlangen, gehört allerdings ein großes Material, das nur für diesen einen Zweck verwendet werden kann.

In Folge<sup>1</sup> der starken Zellvermehrung im subepithelialen Zellenlager des Ektoderms, welche die Bildung von Ovarien der Hydra einleitet, macht sich am mittleren Theile des Thieres eine äußerlich als ein breiter weißer Gürtel erscheinende, clitellumartige, ziemlich gleichmäßige Auftreibung des Ektoderms bemerkbar. Diese Auftreibung enthält die Eizellen und das für sie bestimmte Nährmaterial. Die einzelnen Eianlagen grenzen sich bald deutlicher von einander ab; im Centrum liegt die amöbenartige Eizelle, in ihrer Mitte das Keimbläschen<sup>2</sup>, das als heller Fleck sichtbar ist und je mehr es wächst und der Peripherie zu rückt deutlicher wird, um die Eizelle das Lager der Nährzellen. Das Wachsen der Eizellen, die Auflösung der Nährzellen und ihre Aufnahme als sogenannte Pseudozellen durch die Eizellen, Processe, welche mehrere Tage dauern, bringen in der äußeren Gestalt keine wesentliche, auffallende Veränderung hervor. Diese erfolgt, sobald das Ei die nothwendige Dottermenge aufgenommen hat: es beginnen dann die pseudopodienartigen peripheren Theile desselben sich zu verkürzen und nach dem Centrum hin sich zusammenzuziehen, in Folge dessen erhebt sich hier das Ei und wölbt die es überziehende Ektodermpartie des Mutterthieres nach außen vor. Dieses ist zugleich der Zeitpunkt, wo das Keimbläschen verschwindet. Ist die Einziehung der Pseudopodien vollendet, und hat dadurch das Ei eine nach allen Seiten abgerundete, im Allgemeinen mehr kuchenförmige Gestalt erhalten, so erfolgt die Abschnürung des ersten Richtungskörpers; jetzt oder schon etwas vorher tritt zwischen der Ektodermhülle, deren Zellen natürlich durch das sich vorwölbende Ei gespannt und daher dünner geworden sind, und dem Ei eine strukturlose, durchsichtige Masse auf. In diese lagert sich der erste und bald daneben auch der zweite Richtungskörper. Sie erscheinen als helle Bläschen. Die Beobachtung ist aber sehr unsicher, weil wegen der steten Änderung der Lage des Eies in Folge der Bewegung des Thieres ein Festhalten des einen Punktes, wo dieser Vorgang sich abspielt, sehr erschwert ist, und man nur schwache Vergrößerungen anwenden kann. Eine Verwechslung

<sup>1</sup> Die Veränderungen sind zum großen Theil bereits von KLEINENBERG richtig gesehen, und ich verweise auf seine ungemein sorgfältige Untersuchung (85).

<sup>2</sup> Von LEYDIG (114) entdeckt.

mit Kernen der Ektodermhülle ist zu leicht möglich; es scheint dieses KOROTNEFF auch passirt zu sein, der angiebt, dass die Richtungskörper »in verschiedenen Punkten der Oberfläche erscheinen«. Auch NUSSBAUM muss ich diese Beobachtung absprechen, da er die Richtungskörperbildung in die Zeit nach dem Platzen der Ektodermhülle verlegt; nach KLEINENBERG's, dessen Angaben völlig richtig sind, und meinen übereinstimmenden Beobachtungen erfolgt dieselbe aber stets vor dem Platzen derselben.

Während der Richtungskörperbildung geht die Form des Eies aus der kuchenförmigen allmählich in eine kugelförmige über<sup>1</sup>, nur die Basis, mit der das Ei der Stützlamelle direkt aufsitzt, bleibt breit. Ist diese Form erreicht, so kann man ziemlich sicher darauf rechnen, dass die Richtungskörperbildung beendet ist. Es verlaufen jetzt nur noch wenige Minuten, in denen das Ei wieder etwas breiter wird und dann am Richtungskörperpol einen kleinen kegelförmigen Fortsatz aussendet, der sich zwischen die Zellen der Ektodermhülle einzuschieben scheint. In demselben Moment platzt diese auch schon und weicht rasch, dem Ei sich dicht anpressend, nach der Basis des letzteren zurück. Durch die Lücke tritt zuerst die homogene Masse hervor, die so wie sie mit dem Wasser in Berührung kommt, stark aufquillt, sie fließt aber nicht, wie KLEINENBERG angiebt, in das Wasser ab, sondern legt sich als breiter heller, nur bei abgesperrtem Licht oder durch Anlagerung von Fremdkörpern an seiner Außenseite erkennbarer Ring um das Ei und bleibt meist auch während der ganzen Furchung erhalten. (Von v. SIEBOLD [136] schon beobachtet.) Zugleich mit der Hülle treten die beiden Richtungskörper ins Freie: erst lagern sie noch neben einander, dann über einander und entfernen sich allmählich, wahrscheinlich in Folge des Aufquellens der Hülle, immer mehr vom Ei und von einander; beim Beginn der Furchung sind sie nicht mehr zu sehen. Es sind zwei kugelige helle Bläschen, das eine etwas größer als das andere; im Inneren bemerkt man mehrere lichtbrechende Körnchen, welche schon bei oberflächlicher Betrachtung keine Ähnlichkeit mit Pseudozellen, wie KLEINENBERG und KOROTNEFF angeben, haben.

Das Ei selbst quetscht sich gleichsam durch die Öffnung durch; ob die zurückweichende Ektodermhülle dieses allein veranlasst, wie KLEINENBERG glaubt, oder ob nicht auch das Ei selbst aktiv betheiligt ist, mag dahingestellt sein. Vielleicht spielt hierbei auch die Gallert-hülle eine Rolle, indem sie durch ihr Aufquellen, das am stärksten dort erfolgt, wo sie zuerst mit dem Wasser in Berührung kommt, also an den Rändern der Öffnung der Ektodermhülle, auf die letztere einen Druck ausübt und sie veranlasst zurückzuweichen.

<sup>1</sup> Vgl. Taf. II, Fig. 46 bei KLEINENBERG.



Das Ei nimmt, nachdem es von der Ektodermhülle befreit ist, wieder die Kugelform an. Die Basis ist stielartig ausgezogen und sitzt in dem von der zurückgewichenen Ektodermhülle gebildeten Napf (Taf. X, Fig. 1 *ect*). Bald nachher schließen sich unter ihr die Ektodermtheile wieder zusammen, das untere Ende des Eies bleibt noch stielartig oder rundet sich auch hier ab.

Nur kurze Zeit nach dem Platzen der Ektodermhülle macht sich genau am Richtungskörperpol ein kleines, aber wegen seiner scharfen Umgrenzung auffallendes Grübchen bemerkbar (Taf. X, Fig. 1). Die gleiche Beobachtung METSCHNIKOFF's (133) am Ei von *Mitrocoma Annae* ließ mich vermuthen, dass es mit der Befruchtung in einem Zusammenhang stehe. Gelingt es, auf dieses Grübchen das Mikroskop einzustellen und verhält sich das Thier einige Zeit ruhig, so kann man von den das Ei jetzt umschwärmenden Spermatozoen eines hier in die Gallerthülle eindringen und im Ei verschwinden sehen. Die Beobachtung ist aber sehr unsicher, und ich wage nur in einem Falle, wo ich das Ei gleich nach der Beobachtung konservirte und dann auf Schnitten untersuchte, mit Sicherheit zu sagen, dass ich das Eindringen des Spermatozoons in das Ei gesehen habe. Ob die Gallerthülle an jener Stelle auch eine Vertiefung erfährt, kann ich nicht angeben.

Eine Dotterhaut wird nicht gebildet. Die Beendigung der Befruchtung wird aber, so weit ich angeben kann, immer angezeigt durch das Verstreichen des Grübchens. Ungefähr eine halbe Stunde später wird eine neue Einsenkung an derselben Stelle sichtbar, die aber gleich von Anfang an breiter ist; sie bezeichnet den Beginn der Furchung.

Viel mehr als das Vorhandensein des Keimbläschens und sein Verschwinden, das Auftreten der Richtungskörper und das Eindringen eines Spermatozoons ins Ei am lebenden Ei zu sehen ist wegen der völligen Undurchsichtigkeit desselben nicht möglich; ein weiterer Einblick in diese Vorgänge lässt sich nur durch Schneiden gewinnen.

Da die Bildung des Ovariums und der Aufbau des Eies bereits ausführlich und nach meinen Beobachtungen richtig von KLEINENBERG (83) und NUSSBAUM (136) geschildert sind, so kann ich auf ihre Arbeiten verweisen und mich ausschließlich auf die Darstellung der Veränderungen des Kernes der Eizelle vom jungen Keimbläschen bis zu dem sich theilenden Furchungskern beschränken.

Je nach der Ausbildung des Eies ist die Lage, Größe und Form des Keimbläschens eine verschiedene: so lange die Vermehrung der Nährzellen stattfindet, bleibt die Eizelle und mit ihr das Keimbläschen nahe der Stützlamele und wenig verändert. Mit dem Beginn des Wachstums der Eizelle und der nachfolgenden Auflösung der Nähr-

zellen und der Bildung von Pseudozellen, fängt auch das Keimbläschen an, sich zu verändern; durch ein helleres Aussehen, durch das scharfe Hervortreten eines Kerngerüstes und bald auch durch das Auftreten von vielen kleinen Nucleolen neben dem einen großen, der sich in allen Ektodermkernen<sup>1</sup> findet, lässt es sich als Keimbläschen unter den benachbarten Kernen deutlich unterscheiden. Die Größe ändert sich Anfangs wenig, bald nimmt auch diese zu, und zugleich rückt es allmählich bis nahe an die Peripherie, so dass es zuletzt nur durch einen schmalen Saum von Eiprotoplasma von derselben getrennt ist. Die Form, welche Anfangs am häufigsten rund ist, geht in eine ovale über (Fig. 1—4).

Im jungen Keimbläschen (Fig. 1) lassen sich folgende Theile unterscheiden: eine Membran, ein Fadenwerk, das aus einer achromatischen Grundmasse und aus Chromatinkörnern, die in diese eingelagert sind, sich zusammensetzt, ein großer Nucleolus und ein sich wenig färbender Kernsaft.

Betrachten wir diese Theile genauer und verfolgen ihre Veränderungen zunächst bis zum völlig ausgewachsenen Keimbläschen.

1) Die Membran. An jungen Keimbläschen ist schwer zu erkennen, ob sie einfach oder doppelt kontourirt ist, an älteren tritt Letzteres deutlich hervor. Sie stößt direkt an das Zellprotoplasma; ein Hohlraum auf der Außenseite wurde nur dann bemerkt, wenn verschiedene Merkmale auf eine schlechte Konservirung hinwiesen.

2) Nucleolen. Anfangs ist nur ein großer vorhanden (Fig. 1); sobald aber die Eizelle zu wachsen beginnt, treten zahlreiche kleinere auf (Fig. 2), besonders in der Nähe der Membran. Ein großer Theil liegt zwischen dem Fadenwerk; ob alle oder ob nicht einige in demselben lagern, muss ich dahingestellt sein lassen. Mit dem Größerwerden des Keimbläschens nimmt der große Nucleolus eine excentrische Lage ein, die kleineren geben ihre periphere Lage ebenfalls auf; im ausgebildeten Keimbläschen (Fig. 4) sind sie zum größten Theile in der Nähe des großen Nucleolus angehäuft. Die Anzahl wechselt, was zum Theil darin seinen Grund zu haben scheint, dass der große — selten sind zwei große vorhanden — wahrscheinlich durch Aufnahme kleinerer wächst, wie die mit derselben Vergrößerung gezeichneten Fig. 1—4 deutlich zeigen, zum Theil aber auch darin, dass in verschiedenen Keimbläschen die Masse der Nucleolen eine verschieden große ist, was mit der Ernährung zusammenhängen möchte.

Die Form des großen wie der kleinen ist eine mehr oder weniger

<sup>1</sup> Vgl. PFITZNER (138). Vgl. auch Taf. IX, Fig. 44 *ect.k.*

rundliche; irgend welche Formveränderungen, wie sie z. B. BERGH (8) bei *Gonothyrea* beobachtet hat, welche auf amöboide Bewegungen, Theilung oder Verschmelzung schließen ließen, habe ich nicht bemerkt.

Alle färben sich mit Hämatoxylin tief blauschwarz, nur kleinere erschienen mitunter heller. Die kleineren zeigten zuweilen auch Vacuolen. So weit ich erkennen konnte, war eine Zusammensetzung aus zwei Substanzen nicht vorhanden. Sehr oft lag in der Nähe des großen Nucleolus eine etwa halb so große blasse Kugel, welche auch NUSSBAUM (136) gesehen hat. Ich traf sie nicht nur in jungen, sondern auch in älteren Keimbläschen. Möglich wäre es, dass diese sich vom großen Nucleolus abgespalten hat, und den achromatischen Theil derselben vorstellt.

3) Das Fadenwerk. In jungen Keimbläschen (Fig. 1 und 2) zeigt es sich aus ziemlich dicken Strängen zusammengesetzt, in ihren Fäden lassen sich deutlich Chromatintheile unterscheiden. Schon sehr frühzeitig beginnt eine Sonderung des Chromatins und Achromatins. Während die achromatische Grundmasse in dem wachsenden Keimbläschen sich immer feiner vertheilt, so dass die Fäden des Netzes immer undeutlicher werden, schließlich im ausgewachsenen Keimbläschen nur noch die Knotenpunkte als Pünktchen kaum hervortreten (Fig. 4), concentrirt sich das Chromatin nach der Mitte oder richtiger nach der Gegend, wo der große Keimfleck liegt. Schon im jungen Keimbläschen, in welchem eine Vermehrung der Nucleolen beginnt (Fig. 2), findet man in der Mitte eine stärkere Ansammlung wie einen unregelmäßig begrenzten Fleck, der an verschiedenen Punkten in das Fadenwerk übergeht. Stärker tritt diese Sonderung hervor in Fig. 3 und weiter in Fig. 4. Hier sieht man schon bei schwacher Vergrößerung immer nahe dem großen Keimfleck eine verschieden, bald rechteckig, bald halbmondförmig gestaltete Masse, die in ihrem Aussehen etwas Fleckiges, Verschwommenes hat. Bei starker Vergrößerung scheint sie sich aufzulösen in eine Zahl sehr dicht gelagerter Körner, es macht aber den Eindruck, als ob dieselben nicht getrennt von einander wären, sondern zusammenhängen, so dass sie also nur Verdickungen in einem sehr engmaschigen Fadenwerk darstellen würden. Durch ihre schwächere Färbung und ihre eher eckige dann runde Form lassen sie sich von Nucleolen leicht unterscheiden.

Ob diese Masse in Verbindung mit dem übrigen im Keimbläschen vertheilten Fadenwerk bleibt, ist nicht zu erkennen, da letzteres sich in älteren Keimbläschen nicht mehr verfolgen lässt.

Durch diese frühzeitige Sonderung der chromatischen von den achromatischen Theilen des Fadenwerkes erhält ein älteres Keimbläschen ein ganz anderes Aussehen als ein jüngerer, so dass es schwer



fällt, wenn man nur ein älteres beobachtet, die Theile richtig zu deuten. Dass die oben gegebene Deutung die richtige ist, wird wahrscheinlich durch die Art und Weise des Aufbaues der Richtungsspindel.

Ein sicheres Merkmal, dass das Keimbläschen in Rückbildung sich befindet, ist ein Schrumpfen der Membran.

Dieselbe (Fig. 5) erhält, wie es scheint, zuerst an der der Peripherie des Eies abgewendeten Seite, Einbuchtungen, ihr doppelter Kontour verwischt sich. Auf der Außenseite treten zwischen der Membran und dem Eiprotoplasma hellere Partien auf, welche auf einen Austritt von Kernsaft deuten. In diese scheint das Protoplasma mit den Pseudozellen rasch nachzurücken, da diese Zwischenräume nie groß werden und die Pseudozellen immer dem zerfallenden Keimbläschen dicht anliegen.

Ein weiteres Merkmal ist der Zerfall des großen Nucleolus und das Fortrücken der Theilstücke und der kleineren vorhandenen Nucleolen nach der Peripherie. Je nachdem die Masse an Nucleolen groß oder klein war, findet man viele oder wenige. Ein Theil scheint im Keimbläschen selbst aufgelöst zu werden, ein Theil (Fig. 6) tritt unverändert nach dem Schwinden der Membran in das Eiprotoplasma über.

Die Körnermasse schwindet, aber an ihrer Stelle tritt ein stark sich färbender Knäuel auf, der aus wenigen Strängen besteht (Fig. 5). In ihm lassen sich bereits die Chromosomen als distinkte Theile unterscheiden. Im weiteren Verlaufe der Rückbildung des Keimbläschens werden sie selbständig; Anfangs ordnungslos neben einander liegend treten sie bald zur Bildung der Äquatorialplatte der Richtungsspindel zusammen (Fig. 6, 7 und 8).

Das achromatische Fadenwerk wird wieder deutlicher (Fig. 5), die Maschen ziehen sich mehr und mehr zusammen, in der Richtung nach den Chromosomen (Fig. 6 und 7a, 7b), es nimmt allmählich um dieselben eine bestimmtere Form an, und wird zuletzt zum achromatischen Theile der Spindel (Fig. 8). Je enger sie sich zusammenzieht, um so mehr gewinnt sie das Aussehen einer feinkörnigen, fast homogenen Masse; vom Eiprotoplasma ist sie immer scharf unterscheidbar.

Eine Zusammenfassung des Gesagten würde folgendes Resultat ergeben: Im jungen Keimbläschen des Hydra-Eies sind außer der Membran zu unterscheiden ein großer Nucleolus und ein Fadenwerk, das aus Achromatin und Chromatin besteht, und ein Kernsaft. Während des Wachstums des Keimbläschens wächst der große Nucleolus wahrscheinlich durch Aufnahme kleinerer neu entstehender. Das Chromatin und Achromatin des Fadenwerkes sondern sich von einander derart, dass das letztere sich mit dem Wachstum des Keimbläschens in seinem

ganzen Raume verbreitet, das erstere dagegen nach einer Stelle sich zusammenzieht. Bei der Rückbildung des Keimbläschens nehmen aus dem Chromatin die Chromosomen ihren Ursprung, aus dem Achromatin der achromatische Theil der Richtungsspindel. Eiprotoplasma nimmt an dem Aufbau der letzteren keinen Antheil. Der Kernsaft fließt ins Eiprotoplasma ab, die Membran verschwindet. Der große Nucleolus zerfällt, ein Theil wird im Keimbläschen aufgelöst, ein Theil tritt ins Eiprotoplasma über. Der wechselnde Gehalt an Nucleolensubstanz in verschiedenen Keimbläschen, das gleichzeitige Vorhandensein derselben und des Kerngerüstes, welches auch von PRITZNER (132) bei der Theilung von Ektodermkernen der Hydra beobachtet wurde, und ihr Übertreten in das Eiprotoplasma lassen die Ansicht als richtig erscheinen, welche den Nucleolen keine morphologische Bedeutung für die Reifung des Eies zuerkennt.

Ein sehr ähnlicher Bau des Keimbläschens findet sich auch bei den Amphibien nach O. SCHULTZE (151). Dieser fand hier in der Mitte des Keimbläschens ebenfalls eine Anhäufung von »kleinsten Körperchen«; »von einem Kerngerüst ist nichts wahrzunehmen«. Seine Deutung ist allerdings eine ganz andere, er hält die Körperchen für kleine Keimkörperchen. Indessen »das Vorhandensein eines Kerngerüstes in jüngeren Amphibieneiern«, »die Herausbildung des Fadenknäuels aus den winzigen Keimkörperchen« und endlich das Übertreten von Keimkörpern in das Eiprotoplasma lassen es mir sehr wahrscheinlich erscheinen, dass die für Hydra gegebene Deutung auch hier die richtige ist.

Ehe ich die Reifung des Hydra-Eies weiter verfolge, mögen einige Worte über den Bau des Eies gesagt werden, die auch für die späteren Stadien Gültigkeit haben. Das Hydra-Ei (Taf. X, Fig. 4) zeigt einen ganz ähnlichen Bau wie die meisten Cölenteraten-Eier, d. h. es lässt sich eine dichtere, fast dotterfreie Rindenschicht unterscheiden und eine Innenmasse, welche von den Pseudozellen erfüllt ist, zwischen denen das Protoplasma in Strängen sich lagert. Die Pseudozellen liegen in Vacuolen, ihr Bau ist bereits von KLEINENBERG genau beschrieben, er ist auch aus den Figuren leicht erkennbar. Die Sonderung der Rinden- und Innenschicht ist bald deutlicher, bald weniger scharf ausgeprägt, aber immer vorhanden. Die erstere ist fast überall gleich breit, nur dort, wo die Richtungsspindeln, und ferner der Eikern und Furchungskern liegen, findet sich eine etwas größere Ansammlung von Protoplasma, welche ein guter Wegweiser beim Aufsuchen der betreffenden Kerne ist. Ist das Ei an seiner Basis stielartig ausgezogen, z. B. Taf. X, Fig. 4, so wird dieser Theil ebenfalls von dotterfreiem Protoplasma gebildet. Die in der Figur angedeutete reihenförmige

Anordnung der Körnchen dürfte wohl ein Zusammenziehen dieses Abschnittes und damit eine beginnende Abrundung des Eies auch an der Basis andeuten.

Die Richtungsspindel nun, welche nach der Anordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte und nach der völligen Zusammenziehung des achromatischen Fadenwerkes fertig gebildet ist, schließt sich durch ihre Tonnenform und durch den Mangel jeglicher Polstrahlung — dasselbe gilt für die zweite — den von BOVERI (9) bei *Ascaris*, *Sagitta* und *Ascidia* beobachteten an. Im achromatischen Theile war eine Fadenstruktur nur sehr schwach erkennbar, mitunter gar nicht; er erschien sehr feinkörnig, fast homogen<sup>1</sup>.

Die Form der Chromosomen ist die kurzer Stäbchen, wie sie am besten in der seitlichen Ansicht in der Fig. 17 zu erkennen ist. Ihre Anzahl war wegen der dichten Zusammenlagerung und wegen ihrer Kleinheit und weil sie nicht alle auf einem Schnitt lagen, sondern meist einige noch auf dem nächsten, und man desshalb nicht sicher ist, ob man Theilstücke oder ganze Chromosomen vor sich hat, nicht mit voller Sicherheit anzugeben. Zwölf bis vierzehn wird ziemlich das Richtige treffen.

Die verschiedene Größe der Chromosomen in den Figuren dürfte zumeist auf die sehr verschiedene Größe der Eier zurückzuführen sein, zum Theil mag sie ihren Grund darin haben, dass die Kleinheit eine ganz genaue Zeichnung mit der Camera nicht immer zuließ.

Die Richtungskörperbildung verläuft im Allgemeinen in typischer Weise. Die Theilung der Chromosomen ist wahrscheinlich eine Querteilung, besonders die Fig. 10 scheint dieses anzudeuten. Zwischen der Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers geht die im Ei verbliebene Kernhälfte sofort, ohne in ein Ruhestadium einzutreten, zur neuen Theilung über.

Die Zahl der Richtungskörper ist konstant zwei; vielleicht deutet aber die Gestalt der abgeschnürten Chromosomen im ersten Richtungskörper (Fig. 9) auf eine Theilung hin; eine Theilung des Richtungskörpers selbst erfolgt aber in keinem Falle. Bald nach der Abschnürung treten in ihnen Vacuolen auf (Fig. 9 und 10).

Der im Ei nach der Richtungskörperbildung verbliebene Chromatinrest wandelt sich unter Annahme von Bläschenform in den Eikern um (Fig. 11). Derselbe wächst rasch, das Chromatin vertheilt sich in ihm bis zur Unkenntlichkeit, so dass er fast homogen (Fig. 12) erscheint. Kurz vor oder meist nach der Befruchtung treten ein oder zwei Nucleolen<sup>2</sup> auf (Fig. 14). Der Eikern bleibt in der peripheren Lage und

<sup>1</sup> Ähnlich bei *Ascaris* nach BOVERI (9, Bd. XXI).

<sup>2</sup> Auch von KULTSCHITSKY (105, 106) bei *Ascaris* beobachtet.



legt sich, nachdem die Eihülle geplatzt, und dadurch das Ei ins Freie getreten ist, dem Grunde des sich jetzt ausbildenden, oben erwähnten Grübchens so dicht an, dass ein Protoplasmasaum zwischen Grübchen und Eikern kaum zu erkennen ist, und plattet sich mehr ab (Fig. 12). Wie oben berichtet, erfolgt jetzt das Eindringen des Spermatozoons, und gleich nachher verstreicht das Grübchen. Hierdurch oder durch selbständige Wanderung kommt der Eikern etwas von der Peripherie entfernt zu liegen, die Protoplasmaansammlung um ihn scheint etwas bedeutender geworden zu sein. Das Spermatozoon muss sich sehr rasch im Ei zu einem kleinen hellen Bläschen (Fig. 13) umwandeln, da ich es auch in dem erwähnten Falle, wo ich das Ei gleich nach beobachteter Befruchtung konservierte, in dieser Form antraf. Es liegt über oder seitwärts vom Eikern. Ersteres würde ein Eindringen durch das Grübchen anzeigen, letzteres dagegen zeigen, dass das Spermatozoon auch an anderen Stellen ins Ei gelangen kann. METSCHNIKOFF (133) beobachtete eine vom Grübchen entfernte Lage auch bei *Mitrocoma Annae* und schiebt diesem Umstande die Nichtbefruchtung der betreffenden Eier zu; für *Hydra* möchte ich diese Deutung nicht annehmen, da ich eine derartige Lage zu oft fand und die Eier völlig normal waren.

Eine Strahlung scheint am Eikern zu fehlen, am Spermakern ist sie mehr oder weniger deutlich ausgeprägt, zuweilen fand ich sie auf dem nächsten Schnitt. Der Spermakern wächst ebenfalls und zwar bis zur gleichen Größe des Eikerns<sup>1</sup>; auch in ihm können ein oder zwei Nucleolen sich bilden.

Der Spermakern wandert auf den Eikern zu und legt sich ihm an; meist lagen beide etwas über einander (Fig. 14). Sie verschmelzen alsdann zum Furchungskern, welcher sich durch die auftretende deutliche Strahlung, durch seine entfernte Lage von der Peripherie und durch den größeren Nucleolgehalt vom Eikern unterscheidet (Fig. 15). Ein Fadenwerk, das zuweilen auch im Ei und Spermakern erkennbar war, wird in ihm wieder deutlicher unterscheidbar. Die Fig. 16 und 17 zeigen die Ausbildung des Fadenknäuels des ersten Furchungskernes und seine Theilung; an der Peripherie des Eies zeigt eine kleine Einsenkung die erste Furche an (Fig. 17). Die achromatischen Verbindungsfäden sowie die der Polstrahlungen hatten nicht die sonst gezeichnete Form von Fasern, sondern erschienen eher als Reihen von Körnchen, die auch mit einander anastomosirten.

<sup>1</sup> *Hydra* bildet somit eine Ausnahme von der Regel, da sonst nach O. HERTWIG (58) in den Fällen, wo das Spermatozoon nach der Richtungskörperbildung eindringt, der Spermakern nicht die Größe des Eikerns erreicht.

Da, wie die Darstellung gezeigt hat, Reifung, Befruchtung und die Bildung der ersten Furche an derselben Stelle des Eies sich abspielen, so ist hierdurch eine sichere Orientirung des Eies gewonnen, welche auch für die weitere Entwicklung ihre Gültigkeit behält, weil das Ei in dem Napf, das die zurückgewichene Ektodermhülle bildet, festgehalten, seine Lage bis zur Ablösung des Eies vom Mutterthiere nicht verändern kann.

Die Bezeichnungen »animaler« und »vegetativer Pol« kann man für das Hydra-Ei nicht verwenden, weil die hierdurch ausgedrückte polare Differenzirung des Eies, wie die im nächsten Kapitel zu beschreibende Entodermbildung zeigen wird, nicht vorhanden ist, mithin eine Identificirung eines animalen mit dem Richtungskörperpol, welche für die meisten Eier vielleicht begründet ist, für das Hydra-Ei keine Berechtigung hat. Da die Ausdrücke »Richtungskörperpol« und »entgegengesetzter Pol« zu lang sind, so wähle ich »distaler« und »proximaler Pol«.

### Furchung und Entodermbildung.

(Taf. X, Fig. 2—4; Taf. XI, Fig. 4—4.)

Der Darstellung, welche KLEINENBERG von der Furchung giebt, habe ich wenig hinzuzufügen. Sie verläuft total, äqual; den zwei ersten meridionalen Furchen folgen drei äquatoriale, die späteren lassen sich nicht mehr genau verfolgen. Auffallend ist mir, dass diesem genauen Beobachter die Furchungshöhle entgangen ist, welche vom achtzelligen Stadium an, nicht erst später, wie KOROTNEFF (95) angiebt, auftritt, da sie, als großer heller Raum durch die dunkle Wandschicht hindurchscheint und schon mit freiem Auge sehr leicht zu erkennen ist.

Der excentrischen Lage des Furchungskernes und der Masse des Dotters ist es zuzuschreiben, dass die ersten Furchen am distalen Pol beginnen und dass erst allmählich unter den mannigfachsten Gestaltveränderungen des Eies der Dotter der Kerntheilung folgt, und ferner, dass oft in ähnlicher Weise wie bei *Gonothyraea* nach BERGH (8) die Kerne sich wieder theilen und die zweite Furche bereits sichtbar ist, während die erste Theilung noch nicht beendet ist. Mit dem Durchschneiden der Furchen durch das Ei rücken die Kerne allmählich der Mitte desselben zu; haben sie diese nach Ablauf der zweiten Theilung erreicht, so nimmt die Furchung von hier ab einen rascheren und regelmäßigeren Fortgang. Indessen ist sehr oft zu erkennen, dass, wie auch KLEINENBERG angiebt, einige Zellen, und zwar sind es vorwiegend die der distalen Hälfte des Eies, den anderen in der Theilung voraus-eilen. Aber es ist wichtig, dass immer erst auch diese sich theilen,

und darauf der ganze Keim sich zur Kugel abrundet, ehe eine neue Theilung beginnt. Ein Bild von einer solchen unregelmäßigen Theilung giebt KOROTNEFF (95) in seiner Fig. 4. Diese Figur soll eine Blastula der *Hydra aurantiaca* (= meiner *H. fusca*) vorstellen und soll zeigen, dass diese sich aus verschiedenen großen, und zwar aus kleinen animalen und großen vegetativen Zellen zusammensetzt. Hätte KOROTNEFF die Theilung der großen Zellen, deren Beginn er in der Figur andeutet, abgewartet, so würde er eine einschichtige Blase mit ziemlich gleich großen Zellen erhalten haben; eine Blastula, d. h. das Endstadium der Furchung hätte er aber auch dann noch nicht gehabt, da bis zu diesem Stadium mindestens noch zwei weitere Theilungen aller Zellen erfolgen, wie ein Vergleich mit meiner Fig. 2, Taf. XI, welche allerdings schon den Übergang des einschichtigen zum zweischichtigen Keim der *H. fusca* darstellt, bestätigen dürfte.

Wie groß die Zahl der Zellen der Blastula ist, kann ich nicht genau angeben, wahrscheinlich sind es 428 Zellen oder mehr.

Die Form der Blastula ist meist rund, zuweilen ist das proximale Ende, mit dem sie dem vom Mutterthier gebildeten Napf aufsitzt, etwas ausgezogen (z. B. Fig. 2, Taf. X), gewöhnlich aber abgerundet.

In den Zellen lässt sich auch jetzt noch wie beim reifen Ei eine dotterfreie, von dichterem Protoplasma gebildete Rindenschicht von einer dotterreicheren Schicht unterscheiden; letztere nimmt den größten Theil der Zelle ein. Der Kern ist immer von einer größeren Protoplasmaansammlung umgeben, er liegt meist nahe der Mitte der Zelle.

Als bald nach der Ausbildung der großen Coeloblastula beginnt die Entodermbildung. Dieselbe genau zu verfolgen ist nur auf guten Schnittserien möglich. Am lebenden Ei sieht man wohl, wie Zellen an verschiedenen Stellen der Blastula ins Innere wie dunkle Kugeln vorspringen, und wie dadurch die vorher kreisrunde Begrenzung der Furchungshöhle unregelmäßig wird, aber in Folge der großen Undurchsichtigkeit des Eies ist nur zu leicht eine Verwechslung mit Furchungsstadien möglich, auf welchen die Zellen, wenn sie sich zu einer neuen Theilung anschicken, ihre Lage gegen einander etwas verschieben, so dass dadurch ein ähnliches Bild wie bei der beginnenden Entodermbildung zu Stande kommen kann. Auf Schnitten dagegen lässt sich ein sich furchendes Ei von einem in der Bildung des zweiten Keimblattes begriffenen leicht unterscheiden.

Der Übergang der Coeloblastula zur Entodermbildung wird angezeigt dadurch, dass die Kerne der meisten Zellen ihr Ruhestadium aufgeben und eine neue Theilung vorbereiten. Während man aber während der Furchung die Spindeln alle tangential gerichtet findet, sieht man



jetzt außer solchen verschiedene, welche radial oder schief zu diesen Richtungen gestellt sind, und ferner sind andere Zellen vorhanden, welche einen ruhenden Kern haben, deren innerer, der Furchungshöhle zugewandter Theil aber stark angeschwollen ist, so dass er über die Peripherie der benachbarten Zellen hinausragt, und deren noch in der Wand steckende Basis mehr oder weniger zugespitzt ist. Auch die Zellen, deren Kerne auf Quertheilung oder Schieftheilung hinweisen, haben sich in der Richtung der Spindeln verlängert und überragen die benachbarten Zellen, ihre Basis bleibt aber breit. Auf etwas älteren Stadien haben einige Zellen sich völlig getheilt; bei den einen bleibt die eine Hälfte in der Wand, die andere tritt in die Furchungshöhle, andere verbleiben mit beiden Theilstücken in der Wand und ersetzen dadurch diejenigen, welche ihre zugespitzte Basis verkürzt und damit die Verbindung mit der Peripherie aufgegeben haben und als ganze Zellen in die Furchungshöhle gewandert sind. Diese ins Innere durch Theilung abgeschnürten oder eingewanderten Zellen sind die ersten Entodermzellen.

Der beschriebene Vorgang erfolgt auf allen Seiten des Eies. Wenn ich am proximalen Pole eine Quertheilung beobachtete, so waren die Zellen oft größer als die, welche an anderen Stellen lagen (z. B. Fig. 4 und 4, Taf. XI); ich muss aber nochmals hervorheben, dass ich einen derartigen Unterschied in der Größe der Zellen auf dem Stadium der Blastula, wo alle Zellen ruhende Kerne zeigten, niemals gesehen habe; sehr oft waren gerade die am proximalen Pol liegenden Zellen während der Entodermbildung niedriger als andere.

Ob eine Regelmäßigkeit in der Weise vorhanden ist, dass an bestimmter Stelle der Vorgang beginnt, oder dass bestimmte Zellen einwandern, bestimmte sich quer oder schief theilen, lässt sich kaum nachweisen; einige Stadien, welche ich erhalten, gleichen sich auffallend und scheinen eine derartige Regelmäßigkeit anzudeuten.

Dadurch, dass die Bildung von Entodermzellen seitens der Blastodermzellen fort dauert, und dass auch die ersteren sich wieder theilen, wird die Furchungshöhle allmählich von allen Seiten her eingeengt (Fig. 3, Taf. X) und schließlich völlig verdrängt (Fig. 4).

Bis hierher zeigen Entoderm- und Ektodermzellen keine auffallenden Unterschiede von einander, da der im Allgemeinen größere Dotterreichthum und der Ausschluss der ersteren von der Peripherie wenig hervortritt. Aber nach Beendigung der Entodermbildung beginnen sich die beiden Keimblätter scharf zu sondern, indem die äußeren Zellen sich von Neuem rasch und oft theilen und sich zu einer aus prismatischen Zellen bestehenden, gleichmäßigen, gegen die Entoderm-

zellen scharf sich abgrenzenden Schicht verbinden (Fig. 4, Taf. X). Die inneren Zellen theilen sich nicht weiter, bleiben polygonal und legen sich eng an einander; doch sind, auch späterhin nach der Ausbildung der Schale, die Grenzen der einzelnen Zellen bei guter Konservirung immer zu erkennen, meist werden ihre Umrisse schon durch die Art der Anordnung der Pseudozellen angedeutet. Eine »Histolyse«, wie KOROTNEFF angiebt, findet nicht statt. Die Kerne unterscheiden sich von denen der Furchungszellen wesentlich durch eine unregelmäßige Form, durch das stärkere Hervortreten von Chromatinkörnern und durch den Besitz von Nucleolen. Oft findet man jetzt und besonders später vornehmlich in den Ektodermzellen Bilder, welche auf eine direkte Kerntheilung hindeuten, indem die Kerne in zwei Hälften, von denen eine jede einen Nucleolus hat, eingeschnürt, und letztere oft auch durch eine Linie bereits getrennt erscheinen (z. B. Taf. X, Fig. 7 und 8). Auch KOROTNEFF hat derartige Kernbilder gesehen (z. B. seine Fig. 9). Ob aber wirklich eine direkte Kerntheilung vorliegt, muss ich dahingestellt sein lassen.

Diese allgemeine Darstellung von der Entodermbildung möge durch nähere Erläuterung einiger Figuren, welche Eiern der drei beobachteten Hydren entnommen sind, ergänzt werden. Um Einwänden zu begegnen, will ich bemerken, dass alle Figuren nur Schnitte durch solche Eier darstellen, welche ihre Verbindung mit dem Mutterthier auch durch die Behandlung nicht verloren haben<sup>1</sup>, so dass die Orientirung der Eier überall eine richtige ist; und ferner, dass nur solche Schnitte ausgewählt sind, welche durch die mittleren Theile des Eies gehen, wodurch ein Irrthum der Art, dass die scheinbar im Inneren liegenden Zellen in Wirklichkeit nur die peripheren Enden von anderen Wandzellen sind, ausgeschlossen ist. Von mehreren Schnitten habe ich aus Mangel an Raum nur einen Theil gezeichnet.

Die Figuren zeigen fast ausschließlich sehr frühe Stadien der Entodermbildung, weil auf späteren, wo die Zellen bereits in der Furchungshöhle liegen, sich nicht mehr entscheiden lässt, ob dort, wo sie liegen, auch ihre Abschnürungs- oder Einwanderungsstelle ist, oder ob sie nicht dorthin gewandert sind.

Die frühesten Stadien sind in den Fig. 1, Taf. XI (*H. grisea*) und 2 (*H. fusca*) abgebildet. In dem Ei der Fig. 1 ist am distalen Pol die Zelle *a* in der Einwanderung begriffen, worauf die starke Vorwölbung derselben in die Furchungshöhle und die schmale Basis hindeuten, im Ei der Fig. 2 liegt an derselben Stelle bereits eine Zelle *a* ganz im Inneren,

<sup>1</sup> Eine einfache Linie deutet in den Figuren die Lage des Mutterthieres an.

sie ist wahrscheinlich von der unter ihr liegenden, deren ruhenden Kern der nächste, nicht abgebildete Schnitt zeigt, durch Theilung abgeschnürt. Außer dieser einen Zelle finden sich in dem ersten Ei noch andere, welche durch ihre Verlängerung (z. B. in Fig. 1 am proximalen Pol) auf eine sich vorbereitende Theilung deuten, ferner einige, die bereits ganz im Inneren liegen, und dann eine an der Seite (Fig. 1a, a), welche sich in schiefer Richtung theilt. Dass die eine Hälfte wirklich in die Furchungshöhle geräth, lehrt die ergänzende Fig. 1b, welche einen Schnitt durch die Seite der Zelle, und daher ihre Hälften getrennt darstellt. Im Ei der Fig. 2 finden sich mehrere Kernfiguren, welche auf eine Tangential- (z. B. b), eine Quer- (z. B. c), oder Schieftheilung (Fig. 2a) hinweisen.

Andere Quer- und Schieftheilungen an verschiedenen Stellen sind in den Fig. 3, 3a und 4 abgebildet, welche Eiern von *Hydra* sp.? entnommen sind. Fig. 4 zeigt auch die Theilung einer Entodermzelle. Ein vorgeschrittenes Stadium der Entodermbildung giebt Fig. 2 (Taf. X), wo neben einwandernden und sich theilenden Zellen (zur Zelle a gehört als Ergänzung Fig. 2a) bereits viele in der Furchungshöhle liegen.

Ich glaube, dass meine Beobachtungen kein anderes Resultat zulassen als dieses, dass die Entodermbildung bei *Hydra* multipolar verläuft, und dass die Angaben KERSCHNER's und KOROTNEFF's, es entstehe das Entoderm durch Einwanderung von Zellen am vegetativen Pole, nicht richtig sind. KOROTNEFF's<sup>1</sup> einzige Figur (Fig. 2), welche diesen Vorgang erläutern soll, scheint mir nicht einwandfrei zu sein. Die nach dem distalen Pol hin allmählich abnehmende Größe seiner Entodermzellen und die Kleinheit der Furchungshöhle scheinen mir anzudeuten, dass der Schnitt schief und durch die Seite des Eies gegangen ist, so dass die in der Figur gezeichneten Entodermzellen zum Theil nur die peripheren Enden von Wandzellen sind. Ich habe wenigstens ähnliche Bilder auf Schnitten durch die mittleren Partien des Eies, welche allein in dieser Frage entscheiden können, niemals gesehen.

### Keimhüllenbildung.

(Taf. X, Fig. 5—9; Taf. XI, Fig. 5—8; Taf. XII, Fig. 7.)

Nach der erwähnten Sonderung der Keimblätter beginnt die Bildung einer äußeren Hülle, der geschichteten, chitinösen Schale, und einer inneren homogenen, dünnen, elastischen Hülle, der inneren Keimhülle<sup>2</sup>. Beide Hüllen werden von den Ektodermzellen des Keimes

<sup>1</sup> Da KERSCHNER keine Abbildung oder nähere Erklärung giebt, so kann ich nicht beurtheilen, wie er zu dieser Ansicht gekommen ist.

<sup>2</sup> KLEINENBERG bezeichnet die beiden Hüllen als »äußere und innere Keim-



gebildet, und zwar findet in der Regel die Bildung der Schale bei *H. grisea* vor dem Abfallen des Eies vom Mutterthier statt, bei den anderen beiden Hydren nach dem oder während des Anklebens.

In der Einleitung habe ich schon darauf hingewiesen, dass die Ansichten der früheren Beobachter darüber aus einander gehen, ob das Ektoderm bei der Hüllenbildung verloren geht oder erhalten bleibt; in dem einen Falle wäre die Schale nach F. E. SCHULZE's (183 a) Auffassung das Produkt einer Verhornung, in dem anderen eine cuticulare Bildung.

Die beiden Vertreter der ersteren Ansicht, KLEINENBERG und KOROTNEFF, dieser allerdings nur für seine *H. aurantiaca*, weichen aber in einem wichtigen Punkte in ihrer Darstellung von einander ab. Nach KLEINENBERG nämlich soll das Ektoderm mit der Bildung der Schale verbraucht sein, nach KOROTNEFF dagegen erst mit der Bildung der inneren Keimhülle. Somit hätte Letzterer den Ersteren bereits widerlegt. KOROTNEFF ist, scheint mir, den Nachweis des Verlustes des Ektoderms schuldig geblieben, da alle Figuren, welche schon die innere Keimhülle zeigen, auch noch sein »primäres« Ektoderm als noch vorhanden darstellen. Das vollständige Verschwinden des Ektoderms müsste also noch später vor sich gehen.

Meine eigene Untersuchung scheint mir die Frage mit Sicherheit zu Gunsten KERSCHNER's, welcher die Kontinuität des Ektoderms behauptet, zu entscheiden.

Die Ursache der verschiedenen Resultate liegt, wie ich glaube, in dem verschiedenen Ausfallen der Konservirung. Flüssigkeiten, in kaltem Zustande angewandt, gaben mir immer ungünstige Bilder, besonders für *H. grisea*. Wandte ich dagegen heißes Sublimat an, so konnte ich besonders bei *H. fusca* (= KOROTNEFF's *H. aurantiaca*) und *Hydra* sp.? das Vorhandensein des Ektoderms stets nachweisen, zu welcher Zeit ich auch, ob ein oder zwei oder mehrere Tage oder Wochen nach der Ablage des Eies, dasselbe konservirte. Bei *H. grisea* gelingt es gleichfalls leicht, so lange die innere Keimhülle nicht ausgebildet ist; später ist es schwieriger, weil zu der Schwierigkeit der Konservirung noch die hinzukommt, dass das Ei sich schlecht schneiden lässt und viele Schnitte zerreißen.

Wenn auch die Schalen bei den drei Hydren sich durch die Dicke

schale«. Die Bezeichnung »Schale« für die dünne innere Hülle scheint mir nicht passend, weil diese in der Art ihrer Bildung, in ihren Eigenschaften und in ihrer Bedeutung für den Keim von der äußeren Schale sehr abweicht. Noch ungeeigneter ist die Bezeichnung der inneren Hülle durch KOROTNEFF als »Dottermembran«.

und durch die Form ihrer Fortsätze unterscheiden, so verläuft ihre Bildung doch in ziemlich derselben Weise.

Das Auftreten von Vacuolen an der Spitze der Ektodermzellen und ihr Zusammenfließen zu einer einzigen den Keim umgebenden Hülle, und die Entstehung der Fortsätze, welche die späteren Zacken oder Höcker der Schale bilden, unter derselben ist von KLEINENBERG (l. c. p. 70) bereits eingehend geschildert worden; ich verweise deshalb auf seine Darstellung.

Die zuletzt genannte Hülle, welche die Zacken überzieht, reißt bald ein und ist auf Schnitten (die Fig. 8, Taf. X, 5 und 7, Taf. XI zeigen sie) sowie an älteren Eiern selten noch zu finden. Da sie deshalb als Bestimmungsmerkmal keinen Werth hat, ist sie oben im Kapitel »Material« nicht erwähnt und in den Fig. 3—6, Taf. XII fortgelassen worden.

Die Fortsätze, an deren Bildung immer mehrere Zellen, wenigstens bei *H. grisea*, Antheil nehmen, bestehen Anfangs nur aus Protoplasma (Fig. 3, Taf. X). Die Chitinisirung, welche an der Spitze der Fortsätze beginnt und dann gegen die Tiefe der Zellen fortschreitet, erfolgt nicht vom Ektoderm als Ganzem, sondern es ist, wie KLEINENBERG angiebt, eine jede Zelle für sich gesondert theilhaft. Schichtenweise wird das Sekret abgeschieden und erhärtet alsdann. Ob Protoplasma mit verbraucht wird, ist schwer zu entscheiden. In den der Chitinisirung verfallenden oberen Schichten der Zellen ist es feinkörniger, in der obersten homogen, wie es z. B. Fig. 5—7, Taf. X zeigen. Die Kerne liegen Anfangs am Grunde der Fortsätze oder selbst in denselben, rücken aber, wie die Fig. 5—8, Taf. X zeigen, allmählich, je weiter die Schalenbildung fortschreitet, nach dem Grunde der Zelle zurück, ihre Form bleibt immer dieselbe, eben so ist die Abgrenzung des Ektoderms gegen das Entoderm immer eine scharfe. Ersteres unterscheidet sich von letzterem besonders durch den geringen Gehalt an Pseudozellen. Diese sind mit dem Beginn der Schalenbildung nach den tieferen Theilen der Zellen gerückt und scheinen zum größten Theil während dieses Processes verbraucht zu werden, so dass man nach der Hüllenbildung nur wenige noch im Ektoderm findet (Fig. 9, Taf. X; Fig. 6, 8, Taf. XI; Fig. 7, Taf. XII).

Die Chitinisirung nun erstreckt sich nicht nur auf die Fortsätze, sondern ergreift auch noch einen guten Theil des anderen Zellleibes, aber nicht den ganzen. Die Fig. 8, Taf. X, Fig. 5 und 8, Taf. XI zeigen das Ende der Bildung der Schale. Das Ektoderm ist im ganzen Umfange des Keimes noch deutlich vorhanden, seine Zellen mit ihren Kernen treten klar hervor.

Der Bau der fertigen Schale lässt durch horizontale wellige Linien und durch die Felderung, welche auf Querschnitten durch die Schale, sichtbar sind, die Art ihrer Bildung, den schichtenweisen Aufbau seitens jeder einzelnen Zelle deutlich erkennen (Fig. 7—9, Taf. X). Außer diesen Linien durchziehen noch viele senkrechte die Schale. Es ist mir eben so wenig wie KLEINENBERG möglich über ihre Entstehung wie ihre Bedeutung etwas zu sagen. Auf Querschnitten erscheinen sie als Pünktchen, lassen aber wegen ihrer Kleinheit ein Lumen nicht erkennen, so dass die Ansicht, es könnten Kanäle sein, welche eine Verbindung zwischen dem Keim und der Außenwelt herstellten, eine Vermuthung bleiben muss. Da ich sie fast nur in der fertigen Schale gefunden habe, so sind sie vielleicht bei der Erhärtung des Chitins entstanden und hätten somit keine Bedeutung für den Keim.

Nach der Bildung dieser Schale wird von dem Keim noch eine Haut, die innere Keimhülle, gebildet. Sie unterscheidet sich wesentlich von der Schale dadurch, dass sie auf einmal als Ganzes entsteht, nicht schichtenweise, dann durch ihre geringe Mächtigkeit, ihre Elasticität und ihre starke Lichtbrechung. Man könnte sie am ehesten der sogenannten Cuticula blastodermica bei manchen Crustaceen vergleichen, welche ebenfalls vom Keim, allerdings schon vom einschichtigen gebildet wird. Auch in ihrer Bedeutung für den Embryo verhält sie sich ähnlich, indem der Hydra-Embryo, wie derjenige z. B. von Apus und Branchipus, nach dem Platzen der festen Schale nicht direkt in das Freie gelangt, sondern noch verschieden lange Zeit bei den verschiedenen Formen in der sich ausdehnenden inneren Keimhülle, bezw. in der Cuticula blastodermica liegen bleibt und unter ihrem Schutze wichtige Differenzirungen erfährt.

Aus der Dünnhheit dieser Hülle lässt sich schon schließen, dass für ihre Bildung nicht das noch in ziemlicher Mächtigkeit vorhandene Ektoderm verloren gehen kann. Die Figuren 9, Taf. X, 6, Taf. XI, 7, Taf. XII zeigen, dass es wenig verändert wird.

Man könnte vielleicht einwenden, dass meine Figuren theilweise das »primäre«, theilweise das »sekundäre« Ektoderm darstellen, dass mir aber die Stadien, wo, wie KOROTNEFF angiebt, das erstere verschwindet, das letztere sich neu bildet, entgangen sind. Dagegen muss ich angeben, dass ich gerade in der Zeit von dem Beginn bis zur Ausbildung der Hüllen die Eier von *H. fusca* (= KOROTNEFF's *aurantiaca*) in verschiedenem Alter konservirt, aber niemals ein Bild gesehen habe, welches mich veranlasst hätte, einmal das Ektoderm für ein »primäres«, ein anderes Mal für ein »sekundäres« zu halten; es sah immer gleich aus. Solche Bilder dagegen, welche die Ausbildung des »sekundären«



Ektoderms aus dem Entoderm zeigen sollen, z. B. KOROTNEFF's Fig. 7 und 8, findet man bei der genannten Form erst später, wenn der Keim sich weiter entwickelt.

Entscheidend für die Frage nach dem Schicksal des Ektoderms bei Hydra ist Hydra sp.? Hier ist einmal die Schale so dünn im Verhältnis zur Höhe der Ektodermzellen (Fig. 7 und 8, Taf. XI), dass die Möglichkeit des völligen Verlustes des letzteren ohne Weiteres ausgeschlossen ist, und ferner ist der Keim wegen der dünnen Schale so durchsichtig, dass man von der Zeit an, wenn die Bildung der Schale beginnt, bis zum Platzen derselben das Ektoderm und Entoderm, jenes als breiten in Folge des Mangels an Pseudozellen hellen Ring, dieses als eine in Folge des Reichthums an solchen dunkle Innenmasse, am lebenden Keim verfolgen kann, so dass zum Nachweis der Kontinuität des Ektoderms ein Schneiden nicht nothwendig ist.

### Die weitere Entwicklung des Embryos.

(Taf. XI, Fig. 8 und Taf. XII, Fig. 7—13.)

Meine Beobachtungen über die weitere Entwicklung des Embryos sind fast ausschließlich am Keim der Hydra sp.? gemacht worden. Diese ist von den drei untersuchten Hydren die günstigste, weil ihre Entwicklung nach der Hüllenbildung nicht mehrere Wochen lang ruht wie bei den anderen Formen<sup>1</sup>, sondern ununterbrochen fortschreitet und so rasch, dass schon 14 Tage nach dem Ankleben der Eier einige Embryonen aus der Schale frei wurden, und dann weil die Schale so dünn ist, dass man wenigstens etwas von den Differenzirungen, welche im Inneren vorgehen, erkennen kann, was bei den anderen Hydren unmöglich ist.

Schon im vorigen Kapitel habe ich erwähnt, dass man nach der Hüllenbildung im Inneren einen hellen äußeren Ring, das Ektoderm, und eine dunkle Innenmasse, das Entoderm, das durch seinen Dottergehalt dem Ei eine gelbliche Färbung giebt, unterscheiden kann. Nach einiger Zeit tritt zwischen beiden noch eine dritte Schicht auf, welche in der Färbung die Mitte zwischen dem Ektoderm und Entoderm hält. Es ist die Schicht der späteren, sogenannten interstitiellen Zellen des Ektoderms.

KOROTNEFF, welcher ihr Auftreten bereits richtig erkannt hat, sagt über ihre Entstehung Folgendes (l. c. p. 349): »Nach der Veränderung der peripherischen Zellen des Hypoblastes«, welche sich getheilt haben, an die Stelle des »degenerirenden primären« Ektoderms gerückt sein

<sup>1</sup> Aus den Eiern von H. fusca z. B., welche ich Mitte Oktober gesammelt hatte, ist bis jetzt (Ende December) kein Embryo frei geworden, obwohl sie im warmen Zimmer aufbewahrt wurden.

und so das »definitive« Ektoderm gebildet haben sollen, »ist dieselbe Erscheinung bei den centralen Zellen zu bemerken; diese fangen an sich zu theilen und wandern, wie es bei den Insekteneiern so häufig der Fall ist, nach der Peripherie des Eies. Die Theilung der Zellen geht immer fort und bildet eine Schicht kleiner Zellen des interstitiellen Gewebes am Boden des Ektoderms«.

KOROTNEFF giebt leider nicht an, wie alt die Keime von *H. fusca* (= seiner *H. aurantiaca*), für welche diese Darstellung gilt, waren. Es scheint, da er die Bildung dieser Schicht in Verbindung mit dem Verlust des »primären« und der Ausbildung des »definitiven« Ektoderms bringt, dass sie gleich nach der Hüllenbildung, bei welcher ja nach ihm das Ektoderm verloren gehen soll, erfolge. Nach meinen Beobachtungen ist dieses nicht der Fall; denn bei Keimen dieser Art fand ich erst vier bis sechs Wochen nach der Hüllenbildung die ersten Anzeichen einer weiteren Entwicklung; bis dahin zeigten sie immer unverändert ihre zwei Keimblätter, wie Fig. 6, Taf. XI sie darstellt.

Bei *Hydra* sp.? dagegen beginnt die Bildung der Zwischenschicht alsbald nach der Ausbildung der Schale. Der Vorgang verläuft ähnlich wie die Bildung des sogenannten Mesoderms bei den Anthozoen (KOWALEWSKY und MARION [101]). Das Ektoderm, welches bisher (Fig. 7, Taf. XI) eine gleichmäßige, gegen das Entoderm scharf abgesetzte Lage eng an einander schließender Zellen bildete, wird lockerer und gewinnt ein ungleichmäßiges Aussehen. Man findet (Fig. 8, Taf. XI) im ganzen Umkreise des Keimes zwischen den epithelialen Ektodermzellen andere, welche theilweise mit spitz ausgezogenem Ende zwischen denselben, doch von der Peripherie ausgeschlossen, liegen oder schon sich ganz losgelöst haben und zwischen Ekto- und Entoderm sich gelagert haben. Hierbei geht ihre Anfangs mehr oder weniger cylindrische Form in eine rundliche über.

Da das Ektoderm sehr wenige Pseudozellen enthält, sind auch diese fast dotterfrei. Sie theilen sich alsdann und unterscheiden sich bald durch die Kleinheit von den epithelial gebliebenen Ektoderm- und von den Entodermzellen. Allmählich beginnen sie sich Anfangs an einzelnen Stellen (Fig. 8, Taf. XI), später überall (Fig. 7, Taf. XII) zu einer meist zweischichtigen<sup>1</sup> Zellenmasse anzuordnen, welche sich vom Ektoderm, das nach Beendigung der Bildung wieder das regelmäßige Aussehen annimmt wie vorher, und vom Entoderm ziemlich scharf abgrenzt.

Aus dieser Darstellung geht hervor, dass meiner Ansicht nach die

<sup>1</sup> Die Mehrschichtigkeit an einer Stelle der Fig. 7, Taf. XII ist, glaube ich, durch eine kleine Schrumpfung des Keimes veranlasst.

Schicht der interstitiellen Zellen ektodermalen, nicht entodermalen Ursprungs, wie KOROTNEFF angiebt, ist. Ich muss allerdings hervorheben, dass ich Kerntheilungen, wie man sie im Ektoderm während oder nach der Bildung der Schicht erwarten müsste, nicht gefunden habe. Man findet zwar häufig jene Bilder im Ektoderm und Entoderm, im ersteren aber häufiger, welche durch ihren doppelten Kernkörper oder durch eine Einschnürung des Kernes in zwei Hälften vermuthen lassen könnten, es finde eine direkte Kerntheilung statt, indessen halte ich diese Vermuthung für falsch, weil ich auf etwas späteren Stadien sehr deutliche Bilder von indirekter Kerntheilung im Ektoderm gefunden habe.

Aber auch ohne diesen Beweis, welchen übrigens auch KOROTNEFF schuldig bleibt, da derartige Kernbilder auf seinen Figuren sich nicht nur im Entoderm, sondern auch im Ektoderm finden, glaube ich doch, dass meine Ansicht die richtige ist. Wenn das Entoderm allein an der Bildung der Zwischenschicht betheiligt wäre, dann müssten ihre Zellen eine nähere Beziehung zum Entoderm durch ihre Lage und ihr Aussehen (Dotterreichthum) erkennen lassen als zum Ektoderm. Dieses ist nicht der Fall. Man findet alle Übergänge zwischen jenen Zellen und den zwischen den Ektodermzellen liegenden, und schwerlich dürfte die Lage der letzteren anders zu deuten sein, als dass sie aus dem epithelialen Verbande heraus in die Tiefe rücken. Für die Ansicht spricht auch der Umstand, dass auf Schnitten durch Keime, bei welchen durch die Behandlung Ektoderm und Entoderm etwas aus einander gewichen sind, die unter dem Ektoderm liegenden Zellen im Zusammenhang mit diesem und nicht mit dem Entoderm geblieben sind.

Scheint es mir somit außer Zweifel, dass das Ektoderm vorwiegend die Ursprungsstätte der interstitiellen Zellen ist, so wäre es doch möglich, dass das Entoderm außerdem auch betheiligt ist. Dieses lässt sich schwer entscheiden, weil die Stützlamelle erst später auftritt und daher eine scharfe Abgrenzung zwischen dem Entoderm und jenen Zellen, ehe sie sich zu einer zusammenhängenden Schicht angeordnet haben, nicht vorhanden ist. Es ist dieses um so schwerer, weil auch die Entodermzellen sich zu theilen beginnen und die peripher liegenden deshalb nicht immer mit Sicherheit erkennen lassen, ob sie zum Entoderm oder zu der Zwischenschicht gehören werden (z. B. Fig. 8, Taf. XI). Indessen ist mir der doppelte Ursprung wenig wahrscheinlich, zumal die Schicht nach der Bildung der Stützlamelle sich vom Entoderm völlig abgrenzt und in die engste Verbindung und Beziehung zum Ektoderm tritt.

Durch das frühzeitige, vor der Bildung der Leibeshöhle und vor der epithelialen Anordnung der Entodermzellen erfolgende Auftreten,



durch die Kleinheit ihrer Elemente, durch ihre regelmäßige Anordnung und durch ihre scharfe Abgrenzung erhält die interstitielle Schicht gegenüber dem äußeren und inneren Keimblatt einen so selbständigen Charakter, dass man in Versuchung geräth, ihr den Namen »Mesoderm« zu geben; diese Bezeichnung erscheint um so berechtigter, als auch im fertigen Thiere trotz der geringen äußeren, sichtbaren Abgrenzung von den Epithelzellen des Ektoderms dieselbe ihre Selbständigkeit bewahrt, indem nur aus ihr Ganglienzellen, Nesselkapselzellen und Keimzellen hervorgehen, eine Verlagerung der epithelialen und interstitiellen Zellen nicht vorkommt (cf. SCHNEIDER [149 a]). Indessen lehrt, scheint mir, ein Vergleich mit den übrigen Hydroiden, wo eine derartige Bildung der Zwischenschicht nicht beobachtet ist, dass dieselbe eben so wenig wie das sogenannte Mesoderm der Anthozoen dem »mittleren Keimblatte« der Bilaterien gleichwerthig sein kann. Ich möchte in ihr vielmehr nur das Resultat einer weitgehenden, befestigten Arbeitstheilung unter den Ektodermzellen sehen, welche beim fertigen Thiere gewonnen, allmählich auf immer frühere Stadien zurückverlegt ist und zuletzt als die erste Differenzirung des Embryos nach der Anlage der Keimblätter erscheint.

Nach der Ausbildung dieser interstitiellen Schicht tritt scheinbar ein kurzes Ruhestadium ein, man erkennt mehrere Tage keine weitere Veränderung am Keim. Alsdann geht die Form des Eies aus der kugligen in eine mehr eiförmige über, wobei der spitzere Pol zugleich der distale, d. h. der der Anheftungsstelle gegenüber liegende Pol ist. Unter ihm war mitunter ein kleiner heller Raum von linsenförmiger Gestalt sichtbar, wahrscheinlich eine Flüssigkeitsansammlung. Aus der bei der Veränderung der Gestalt erfolgenden Dehnung der Schale geht schon hervor, dass dieselbe an Festigkeit eingebüßt hat. Auch beim Schneiden (Fig. 9, Taf. XII) zeigt sie sich brüchig und von größerer Nachgiebigkeit als vorher; eine ähnliche Veränderung ihrer Eigenschaften hat auch KLEINENBERG von der Schale des Eies von *H. viridis* berichtet.

Kurze Zeit darauf erhält die Schale einen Riss, welcher in querrer Richtung verläuft und einen Theil der oberen Hälfte der Schale abschneidet. Der Embryo, durch dessen Hervortreten das Ei sofort ein helleres Aussehen gewinnt, wodurch es sich von den übrigen, nicht geplatzen Eiern leicht unterscheiden lässt, beginnt sich zu strecken und hebt jenen oberen Theil der Schale deckelartig empor (Fig. 8, Taf. XII); indessen genügt der Spalt nicht, die Schale zerfällt durch einen neuen Riss, der in senkrechter Richtung zum ersten verläuft, in zwei Hälften, welche nur an der Anheftungsstelle des Eies in Verbindung bleiben.

Im Gegensatz zu den anderen Hydren wird bei *Hydra* sp.? die innere Hülle gleichzeitig mit der Schale gesprengt, so dass der Keim sofort mit dem Wasser in direkter Berührung ist. Die weitere Entwicklung verläuft auch rascher als bei den anderen Formen. Das auf die Ausbildung des Mundes und die Anlage der Tentakeln bei den Keimen der letzteren folgende Ruhestadium von mehreren Tagen fehlt hier. Der Embryo entwickelt sich sofort weiter, die Tentakeln wachsen aus und vermehren sich, und nach völliger Entwicklung rückt der Keim aus der Schale, in der er bisher mit seinem Fuße gesessen hat, und heftet sich an einer anderen Stelle fest.

Wenn der Embryo sichtbar wird, erkennt man deutlich die zwei Keimblätter, welche sich nicht nur in der Färbung wie vorher unterscheiden, sondern jetzt auch durch die Stützlamelle scharf getrennt erscheinen. Die letztere wird erkennbar kurz vor oder mit dem Platzen der Schale. Über die Art ihrer Entstehung kann ich nur eine Vermuthung aussprechen. Ich möchte glauben, dass ihre Substanz, die Gallerte, nicht erst jetzt ausgeschieden wird, sondern bereits bei der Ausbildung der interstitiellen Zellen. Sie wird aber als Lamelle erst dann sichtbar, wenn die Muskelfasern gebildet werden. Durch deren gleichmäßige Lagerung an den Seiten der Stützlamelle und durch das Durchdringen von Fäserchen<sup>1</sup> durch dieselbe erhält diese eine schärfere Begrenzung und das Aussehen einer membranartigen Bildung.

Durch das Auftreten der Stützlamelle erfolgt die definitive Abgrenzung der interstitiellen Schicht und des Ektoderms vom Entoderm. Die Trennung der ersteren beiden verliert sich dagegen. Es lassen sich zwar die interstitiellen Zellen durch ihre subepitheliale Lagerung, durch ihre Kleinheit und durch die ihrer Kerne und durch die stärkere Färbbarkeit ihres Protoplasmas mit Hämatoxylin leicht von den Deckzellen unterscheiden (Fig. 10, 12, Taf. XII), indessen ist die Abgrenzung eine nur allgemeine, keine scharfe, weil einmal die Deckzellen basale Ausläufer, die Muskelfasern, zwischen jene senden, andererseits auch die interstitiellen Zellen sich zu differenziren, besonders zu Nesselkapselbildungszellen (*nk*) sich umzuwandeln beginnen und sich zwischen die Deckzellen eindringen. Kurz, die definitive Lagerung wird bald erreicht. Auch lässt sich schon bald erkennen, dass am unteren Körpertheile des Thieres, welcher sich frühzeitig durch eine Furche absetzt (Taf. XII, Fig. 11) und zum späteren Fuß wird, die Vertheilung der interstitiellen Zellen eine spärlichere ist als an den übrigen Theilen<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> cf. z. B. JICKELI (72, p. 405), SCHNEIDER (149a, p. 359).

<sup>2</sup> Die Unregelmäßigkeit in der Dicke der Schichten in Fig. 9, Taf. XII rührt

Außer der Abgrenzung der Keimblätter durch die Stützlamelle fällt an dem sich aus der Schale drängenden Embryo (Fig. 9, Taf. XII) sofort ein heller Raum (*lh*) im Entoderm auf, der Anfangs klein, aber rasch an Größe zunimmt, den Embryo stärker dehnt und ihn bald als einen dünnwandigen Schlauch mit großer Höhle erscheinen lässt (Fig. 11, Taf. XII). Es ist die Anlage der Leibeshöhle. Sie scheint, wie KLEINENBERG (l. c. p. 76) auch für *H. viridis* angiebt, am distalen Ende zu beginnen. Oben hatte ich schon erwähnt, dass zur Zeit der Bildung der interstitiellen Zellen auch die Entodermzellen sich theilen. Jetzt tritt in der Mitte ein Flüssigkeitsraum auf, und die Zellen beginnen sich peripher zu einer epithelialen Lage anzuordnen. Aus den unregelmäßig gestalteten Gewebsfetzen, welche theilweise Pseudozellen oder durch deren Zerfall entstandene Körnermassen enthalten, oder aus den frei liegenden Pseudozellen, welche am Rande der sich ausdehnenden Leibeshöhle liegen (Fig. 10, Taf. XII), lässt sich schließen, dass eine Verflüssigung von Zellen stattfindet, und ihr die Leibeshöhle ihren Ursprung verdankt, wie es auch KLEINENBERG für *H. viridis* angiebt (p. 76). Die Entodermzellen sind Anfangs sehr hoch, werden aber niedriger und grenzen sich schärfer an der Peripherie ab, je mehr ihre Ausbildung fortschreitet (Fig. 12, Taf. XII). Die nicht aufgelösten Pseudozellen und Gewebstücke lagern sich in der Leibeshöhlenflüssigkeit (Fig. 11) und werden später durch den Mund ausgestoßen.

Bei *H. fusca* (= KOROTNEFF's *aurantiaca*) erfolgt die Bildung der Leibeshöhle ebenfalls erst nach dem Platzen der Schale (KOROTNEFF 95, p. 319), bei *H. viridis* dagegen bereits, wenn der Keim noch von dieser umgeben ist, und es sollen dann noch mehrere Wochen vergehen, bis die Schale platzt (KLEINENBERG, l. c. p. 77). Ich möchte dem Auftreten der Flüssigkeit und dem hierdurch nothwendig erfolgenden Druck wesentlich das Platzen der Schale zuschreiben. Wenn die Beobachtung KLEINENBERG's richtig ist, woran ich nicht zweifle, so muss hier, da die Schale dem Drucke nicht nachgiebt, eine Zusammenpressung der Keimblätter erfolgen. Vielleicht ist es diesem Umstande zuzuschreiben, dass ihm der Keim als eine kompakte Masse erschienen ist, indem ein Ektoderm und Entoderm nicht unterscheidbar waren.

Die Tentakel werden ebenfalls bald nach dem Freiwerden des Embryos angelegt (Taf. XII, Fig. 9, 11 *t*) als Ausstülpungen der beiden Schichten. Es scheint, dass in der Reihenfolge der Tentakeln hier eben so wenig eine Gesetzmäßigkeit vorhanden ist wie bei der Knospe (s. JUNG, 77). KOROTNEFF giebt für *H. fusca* (= seine *H. aurantiaca*) an, zum Theil daher, dass der betreffende Embryo abgetödtet wurde, als er sich durch den Riss der Schale ins Freie drängte.



dass zuerst zwei Tentakel entstehen, KLEINENBERG für *H. viridis* (p. 79): »Die Zahl der ursprünglich angelegten Tentakeln ist gewöhnlich vier, jedoch ist dies nicht ausnahmslos der Fall, ich sah unter meinen Augen gleichzeitig sieben entstehen.« Meine eigenen, allerdings nicht genügend zahlreichen Beobachtungen an *Hydra* sp.? haben mich ebenfalls keine bestimmte Reihenfolge erkennen lassen. An einigen jungen Keimen fand ich die Anlage von vier Tentakeln, ein etwas älterer hatte drei (Fig. 13, Taf. XII), von denen der eine getheilt war; zwei saßen einander gegenüber, der dritte noch in der Entwicklung begriffene zwischen ihnen; ein noch älterer zeigte fünf gleich lange, von denen zwei Paare gegenüber lagen; es könnte dieses ein älteres Stadium von dem vorher erwähnten mit drei Tentakeln sein, indem der vierte dem dritten gegenüber, der fünfte dazwischen entstanden ist.

Mit der Anlage der Tentakeln oder etwas später wird der Mund gebildet. Ich habe leider hieüber nur eine Beobachtung machen können. Die Keimblätter wurden am distalen Pol merklich dünner, der Embryo kontrahierte sich etwas, und gleichzeitig schoss aus der Mitte jener Stelle eine Masse von Pseudozellen und anderen Gewebstheilen, jenen erwähnten bei der Bildung der Leibeshöhle entstandenen Zerfallprodukten, heraus, welche, da bei dieser Form der Embryo ja nicht von der inneren Hülle umgeben ist, in das Wasser abflossen. Als ich später wieder derartige Ausstöße, die allerdings weit weniger energisch waren als die erste, beobachtete, wurde ich wieder zweifelhaft, ob ich wirklich die Mundbildung gesehen, und diese nicht schon früher vor sich gegangen war. Es ist aber möglich, dass die Beobachtung richtig war, da sie mit der Darstellung KLEINENBERG's übereinstimmt. Dieser berichtet nämlich (p. 78): »Plötzlich entsteht an der Spitze ein strahliger Riss, und indem die Flüssigkeit der Leibeshöhle, einzelne Pseudozellen und unregelmäßig gestaltete Gewebsfetzen mit sich reißend in die Hülle ausströmt, wulsten sich die zackigen Rissränder lippenförmig auf und verschmelzen rasch mit der zusammensinkenden verdickten Körperwand des Embryos. Die Leibeshöhle hat eine Öffnung erhalten — der Mund ist fertig.«

Über den Ort der Mundbildung gehen die Ansichten aus einander. KERSCHNER (82) giebt an, dass »der Mundpol dem vegetativen Pol entspricht«. Er bezeichnet aber nicht näher die Species, noch giebt er an, nach welchem Merkmal er die Orientirung des Keimes vorgenommen hat. KLEINENBERG verlegt die Mundbildung bei *H. viridis* an den entgegengesetzten Pol. »Ich bin überzeugt,« heißt es p. 78, »dass die Stelle, wo die Verdünnung und der schließliche Durchbruch stattfindet, jenem Theil des Keimes entspricht, in welchem ursprünglich

die Leibeshöhle als oberflächlicher Hohlraum auftrat.« Der letztere (p. 76) »entsteht immer excentrisch, nahe der Oberfläche, und an dem Pol, von welchem die erste Furche des Eies ausging, also dem Anheftungspunkte gerade gegenüber«. Die Orientirung des Eies bei *H. viridis* ist auch nach dem Abfallen desselben vom Mutterthier möglich, weil (p. 74) »an der Stelle, wo der Keim mit dem Eiträger in Berührung stand, die Schale oft etwas verdickt und abgeplattet<sup>1</sup> oder in zwei Blätter gespalten ist, die einen linsenförmigen Hohlraum umgeben«.

Der Keim von *Hydra* sp.? lässt sich vielleicht mit noch größerer Sicherheit richtig orientiren. Wie ich oben im Kapitel »Material« geschildert habe, erfolgt die Festheftung der Eier in der Weise, dass das Mutterthier sich so weit kontrahirt, bis die Eier die Unterlage, auf der es sitzt, erreichen. Da die Eier in dem Eiträger oder Napf festgehalten werden, so werden sie in derselben Lage der Unterlage aufgedrückt und mit Sekret, das vorwiegend vom Ektoderm des Mutterthieres gebildet wird, festgeheftet. So weit ich habe beobachten können, ist der distale Pol niemals gleich der Anheftungsstelle, sondern liegt ihr gegenüber. An allen Keimen nun, welche ich gesehen habe, entsteht an diesem Pol der erste Riss in der Schale, erfolgt hier das erste Sichtbarwerden des Embryos, erfolgt hier die Anlage der Tentakeln, lag hier der Mund. Da ich nicht glauben kann, dass der Embryo in der Schale vor ihrem Platzen eine Drehung durchmacht, so muss ich mich KLEINENBERG's Ansicht anschließen: Der Mundpol ist identisch mit dem Richtungskörperpol. Es ist dieses Resultat neben der multipolaren Entodermbildung ein weiterer Beitrag dafür, zu zeigen, wie wenig *Hydra* dem so oft angewandten Bilde einer fest-sitzenden Invaginationsgastrula entspricht.

### Zusammenfassung der Resultate.

Die Keimstätte bei *Hydra* ist das interstitielle Zellenlager; eine Zelle des Ovariums wird zur Eizelle, die übrigen werden aufgelöst, ihre Substanz in Dotterkörner, sogenannte Pseudozellen, umgewandelt, und als solche von der wachsenden Eizelle aufgenommen. Die Reifung, die Befruchtung, und das Auftreten der ersten Furche erfolgen am distalen Pole des Eies. Die Furchung ist total, äqual und führt zu einer großen Cöloblastula. Durch Einwanderung oder Theilung von Blastodermzellen erfolgt die Entodermbildung; sie ist multipolar. Nach Verdrängung der Furchungshöhle sondern sich die beiden Keimblätter scharf von einander. Vom Ektoderm werden eine äußere Hülle, die

<sup>1</sup> Dieses Merkmal habe ich zuweilen auch bei Eiern von *H. grisea* gefunden.

chitinöse Schale, und eine innere, die innere Keimhülle gebildet. Das Ektoderm bleibt hierbei erhalten und geht kontinuierlich in das definitive Ektoderm über. Wenn der Keim noch von der Schale umgeben ist, entsteht ektodermal die Schicht der interstitiellen Zellen. Alsdann beginnt die Differenzirung der Gewebe, die Stützlamelle wird erkennbar, die Leibeshöhle beginnt sich auszubilden. Gleichzeitig platzt die Schale. Nach dem Freiwerden des Embryos aus der Schale schreiten diese Prozesse rasch weiter fort, die Tentakel werden angelegt und der Mund gebildet. Der Mundpol ist identisch mit dem Richtungskörperpol.

### Allgemeine Betrachtungen.

In der Frage der Bildung des inneren Keimblattes stehen sich zwei Ansichten gegenüber, beide suchen die zwei bis jetzt beobachteten Bildungsweisen, die multipolare und die polare, auf einander zurückzuführen; während aber die eine in der polaren den primären Modus sieht und die multipolare von ihr abzuleiten sucht, geht die andere den umgekehrten Weg. Dass die eine Ansicht die andere nicht verdrängt hat, sondern beide seit ihrer Begründung neben einander bestehen und zahlreiche Anhänger gefunden haben, erklärt sich wohl daraus, dass keine eine in allen Punkten befriedigende Lösung der Frage giebt.

Für die Gasträatheorie<sup>1</sup> liegt meiner Ansicht nach die größte Schwierigkeit darin, dass man sich keine Vorstellung davon machen kann, wie, um zur multipolaren Entodermbildung zu gelangen, die allmählich erworbene und dann befestigte Arbeitstheilung unter den Zellen der Blastula wieder rückgängig gemacht werden konnte, so dass eine jede Zelle wie dereinst die Fähigkeit hatte, den Funktionen der Bewegung, Ernährung und Fortpflanzung vorzustehen. Irgend eine Erklärung ist noch nicht gegeben, selbst nicht versucht. Das Wort »Cänogenie« ohne nähere Begründung hier einsetzen heißt sich selbst einer Theorie zu Liebe über die Schwierigkeit hinwegtäuschen.

Der andere Weg<sup>2</sup>, von der multipolaren Entodermbildung als der ursprünglichen auszugehen und mit Hilfe der hypotropen zur Invagination zu gelangen, erscheint im Allgemeinen leichter und gangbarer; versucht man aber ins Einzelne zu gehen, so stößt man nicht minder auf große Schwierigkeiten, weil die wenigen Formen, welche uns am

<sup>1</sup> E. HAECKEL, 47, 49, 50.

<sup>2</sup> Es würde mich zu weit führen, die verschiedenen bereits geäußerten Ansichten zu erörtern und verweise auf die Arbeiten der Autoren, besonders BALFOUR'S (4, 5), BÜTSCHLI'S (12), GOETTE'S (36, 37), HAMANN'S (45), KERSCHNER'S (83), LANKESTER'S (108—110), METSCHNIKOFF'S (133), SALENSKY'S (144 u. 145) und SEDGWICK'S (154 u. 155).



ehesten Antwort geben könnten, besonders *Volvox* und *Hydra*, bereits zu weit ohne Vermittlung aus einander stehen, um vollen Aufschluss zu gewähren. Das Wenige indessen, was aus den Thatsachen gewonnen werden kann, zur Erklärung der Bildung des inneren Keimblattes zu verwenden, erscheint vielleicht nicht werthlos.

Nach den bisherigen Beobachtungen scheint es, dass der Modus der multipolaren Entodermbildung sich auf den Kreis der Coelenteraten beschränkt, ferner dass er nur bei solchen Formen vorkommt, welche kein freischwärmendes Blastulastadium mehr besitzen. Als Beispiele führe ich an: *Eudendrium* (METSCHNIKOFF, 133), *Halecium tenellum* (?), (HAMANN, 40), *Eucope* (KOWALEVSKY, 98 und 133), *Carmarina hastata* (METSCHNIKOFF, 125 und 126; KOWALEVSKY, 98), *Carmarina fungiformis* (FOL 32; METSCHNIKOFF, 129), *Gorgonia proboscidea* (METSCHNIKOFF, 133), *Liriope mucronata* (id. ibid.), *Aeginiden* (id. ibid.), *Manicinia* (WILSON, 169). Dagegen zeigen alle Formen, welche eine freischwärmende Blastula haben, polare Entodermbildung, sei es hypotrope oder Invagination, und diese Blastulae sind sämmtlich eiförmig und bewegen sich um die Längsachse rotirend mit einem Pole voran. Beispiele sind: alle metagenetischen Medusen (METSCHNIKOFF, 133; CLAUS, 19 u. 20; HAMANN, 43), *Pelagia noctiluca* (KROHN, 103; KOWALEVSKY, 98; METSCHNIKOFF, 133), *Nausithoe marginata* (METSCHNIKOFF, 133), *Actinia* (JOURDAN, 74; KOWALEVSKY, 98); ferner wenn man die Poriferen in die Betrachtung zieht: *Sycandra* (F. E. SCHULZE, 153, I u. V; METSCHNIKOFF, 128; KELLER, 78), *Leucandra* (METSCHNIKOFF, 128), *Ascetta* (O. SCHMIDT, 148 und 149; METSCHNIKOFF, 128), *Plakina* (F. E. SCHULZE, 153, IX), und *Oscarella* (K. HEIDER, 55).

Aus dieser Gegenüberstellung scheint mir der Schluss berechtigt, dass auf die Entstehung der Bildungsweisen des Entoderms die Bewegung<sup>1</sup> der einschichtigen Blase von Einfluss gewesen ist. Die multipolare Entodermbildung setzt nothwendig voraus, dass die Blastula aus physiologisch und morphologisch gleichen Zellen zusammengesetzt ist. Dieses scheint aber nur dann möglich zu sein, wenn die Blase eine allseitig rotirende richtungslose Bewegung hat, da dann alle Zellen unter gleichen Bedingungen sich befinden. Es ist daher wohl nicht unwahrscheinlich, anzunehmen, dass die Formen mit multipolarer Entodermbildung in ihrer Entwicklung das freischwärmende Blastulastadium sehr frühzeitig aufgegeben haben, jedenfalls eher als dieses

<sup>1</sup> Vgl. HAMANN (45) und besonders RABL (144) und KORSCHULT und HEIDER (97). RABL verwendet in ähnlicher Weise dieses Moment zur Erklärung der Entstehung der Scheitelplatte der Trochophora, und KORSCHULT und HEIDER zur Erklärung der Entstehung der Invagination.

durch eine Änderung in der Bewegung den anderen Modus der Entodermbildung ausbildete. Ein Übergang nämlich aus der richtungslosen Bewegung in eine solche mit bestimmter Richtung, welcher nach RABL seine Erklärung findet in dem dadurch erreichten Vortheil einer rascheren und sicheren Nahrungsaufnahme, muss zur Folge haben einmal eine Änderung der kugeligen Form in eine eiförmige und weiter eine Differenzirung der Zellen, da die vorderen jetzt anderen Bedingungen ausgesetzt sind als die hinteren. Dieses führte alsdann zur polaren Entodermbildung. Zur näheren Erklärung seien die Worte KORSCHOLT's und HEIDER's (97, p. 84) benutzt: »An monaxonen, heteropolen Blastularlarven, welche man durch Wasser, in welchem sich Karminpartikelchen befinden, schwimmen lässt, kann man erkennen, dass durch die Bewegung der Larve diese Partikelchen von den vorderen und seitlichen Theilen weggeschleudert, dagegen an den hinteren Pol angedrängt werden. Hier war demnach der günstigste Platz für die Aufnahme von Nahrungspartikelchen, und durch eine Abflachung oder flache Einstülpung des hinteren Poles wurden diese günstigen Verhältnisse vermehrt<sup>1</sup>«.

Eine weitere Frage betrifft die Art der ersten einwandernden Zellen. Waren es Nährzellen, wie METSCHNIKOFF (133) glaubt, oder Keimzellen, welche Ansicht besonders GOETTE (36), SALENSKY (144 u. 145) und KERSCHNER (83) vertreten? Ich kann mich der ersteren Ansicht nicht anschließen, weil ich, da Medium und Nahrungsmenge sich nicht änderten, keinen Grund für eine derartige Differenzirung — ganz abgesehen von der Frage, ob hierdurch eine bessere Ernährung erzielt wurde — finden kann. Ein Wachstum der Blase über ihr Maß, das man auch als Grund angebt, dürfte wohl eher zu einer einfachen Theilung geführt haben. Dagegen gewinnt die andere Ansicht an Wahrscheinlichkeit dadurch, dass ein Einwandern von Keimzellen in der angenommenen Weise sich bei einer lebenden Form, nämlich *Volvox* findet. Wäre sie aber richtig, so scheint mir doch noch nicht viel für eine Erklärung der Entstehung der Zweischichtigkeit gewonnen: ein *Volvox* bleibt immer einschichtig, so viele Keimzellen auch einwandern mögen. Die Schwierigkeit zu überwinden, die Ausbildung des Darmes und des Mundes zu erklären, hilft keine bis jetzt bekannte Form. Man kann sich denken, dass die Öffnung, durch welche die entwickelten Keimzellen aus der Höhle ins Freie gelangten, allmählich eine definitive wurde und dass durch dieselbe Nahrungstheilchen in die Höhle ge-

<sup>1</sup> Eine ähnliche Beobachtung theilt auch KELLER (79) für eine Chalcidienlarve mit, welche eine kleine Einstülpung am hinteren Pole hatte, in der sich die dem Wasser zugesetzten Karminpartikelchen sammelten.

langten und entweder von den Keimzellen oder von den Wandzellen aufgenommen wurden, und dass unter allmählicher Steigerung entweder eine Theilung der Keimzellen in nutritive und propagatorische oder eine solche der Wandzellen in animale und nutritive erfolgte etc. Man kann sich dieses ausdenken, und auch Anderes, eine jede Hypothese hat hier eben so viel und eben so wenig Berechtigung; einen großen Gewinn wird keine bringen, weil jeder irgend welcher tatsächlicher Untergrund bis jetzt fehlt.

Aber trotzdem derartige Fragen keine befriedigende Antwort finden, erscheint mir die Ansicht, dass der multipolare Modus der primäre, der polare der sekundäre ist, doch annehmbarer als die andere. Hierfür ist mir besonders entscheidend das Vorkommen der multipolaren Entodermbildung bei Hydra, einer Form, welche fast allgemein sowohl von den Gegnern wie von den Anhängern der Gasträatheorie als eine sehr ursprüngliche betrachtet wird. Bisher hat man die Ursprünglichkeit der Hydra fast ausschließlich auf Grund ihrer Anatomie behauptet; die Embryologie ist vielleicht desshalb weniger in Betracht gekommen, weil die bisherigen Beobachtungen noch zu sehr von einander in ihren Resultaten abwichen oder keine charakteristischen Merkmale ergeben hatten. Zieht man sie aber auf Grund der vorliegenden Untersuchung zu Rathe, so scheint sie mir außer dem Mangel freischwärmender Larven und außer der Schalenbildung fast durchweg solche Charaktere zu zeigen, welche man auch theoretisch als ursprüngliche fordern muss. Hierher rechne ich besonders die sehr regelmäßig verlaufende Furchung und die große Coeloblastula. Im Hinblick hierauf dürfte es schwer sein, die multipolare Entodermbildung der Hydra für cänogenetisch anzusehen, zumal dieselbe selbst wieder in so fern ursprünglich verläuft, als neben der Theilung auch Einwanderung ganzer Blastodermzellen zur Entodermbildung erfolgt.

Es mag auffallen, dass bei diesen Betrachtungen die der Hydra nächstverwandten Formen fast keine Berücksichtigung fanden. Es geschah dieses, weil die bisherigen Beobachtungen keine sichere Beurtheilung der Entodermbildung zulassen. Es soll hier eine totale äquale Furchung zu einer Morula, d. h. zu einem mehrschichtigen, aus völlig gleichartigen Zellen zusammengesetzten Keim führen, der keine Furchungshöhle besitzt, und aus welchem durch Spaltung Entoderm und Ektoderm entstehen. Die Existenz einer solchen Morula muss ich bezweifeln. Eine totale äquale Furchung kann nicht in dem einen Fall, z. B. bei Hydra, eine Coeloblastula entstehen lassen, in dem anderen Fall, z. B. bei Tubularia, einen Zellenkomplex ohne Furchungshöhle. Entweder machen die betreffenden Eier, welche in ihrer Entwicklung das



Morulastadium haben sollen, eine totale äquale Furchung durch, dann entsteht eine Furchungshöhle, dann bildet sich das innere Keimblatt durch spät oder früh erfolgende Einwanderung oder Theilung von Blastodermzellen, oder die Eier machen eine inäquale Furchung durch, und das Entoderm entsteht durch Epibolie. Ein Drittes giebt es nicht; in keinem Fall ist die Morula das Endstadium der Furchung, sondern sie ist bereits der zweischichtige Keim. Eine erneute Untersuchung wird in dieser oder jener Richtung entscheiden. Bei *Tubularia*, welche nach HAMANN (40 u. 45), METSCHNIKOFF (133) und CONN (21) eine Morula haben soll, führt die Furchung, wie eine Untersuchung mir bereits gezeigt hat, zu einer deutlichen Blastula mit wohl ausgebildeter Furchungshöhle, und durch Theilung der Blastodermzellen entsteht das Entoderm. Nach Beendigung der Entodermbildung kommt dann allerdings ein solider Zellenkomplex wie bei *Hydra* zu Stande, der aber eine ganz andere Bedeutung als die sogenannte Morula hat. Ähnlich werden sich die übrigen Formen auch verhalten, nur mag es oft schwer sein, dort, wo die Entodermbildung schon auf frühen Stadien vor sich geht, dieselbe zu konstatiren, und noch schwieriger, festzustellen, ob sie polar oder multipolar verläuft, weil eine Orientirung des Eies in den meisten Fällen kaum möglich sein wird<sup>1</sup>.

Berlin, Januar 1894.

<sup>1</sup> So weit ich weiß, ist HATSCHKE (53, p. 506) der Erste gewesen, welcher die Existenz einer Morula bezweifelt hat. Er sagt: »Das Morulastadium ist ein als Erbtheil von älteren ungenauen Untersuchungen und speciell von den Arbeiten über Säugethierentwicklung her in unserer Litteratur eingebürgerter Begriff, der aber mit dem eigentlichen Wesen der Furchung in direktem Widerspruch steht.« Und in einer Anmerkung heißt es: »Auch ein entsprechendes phylogenetisches Stadium scheint mir nicht annehmbar, da die inneren Zellen eines mehrschichtigen Zellenhaufens nothwendig bei der Verschiedenheit ihrer Lagerung auch in ihrer Beschaffenheit und Funktion sich von den oberflächlichen Zellen unterscheiden mussten.« Auch KORSCHOLT und HEIDER (l. c.) scheinen ähnliche Bedenken zu haben, indem sie der Morula überall das Beiwort »sogenannt« vorsetzen.

## Benutzte Litteratur.

1. A. B., Kurze Nachricht von Wasserpolyphen. Abhandl. der schwed. Akad. der Wissensch. 1745.
2. G. J. ALLMAN, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London 1871.
3. H. BAKER, An attempt towards a natural history of the Polype. London 1743.
4. F. M. BALFOUR, Handbuch der vergl. Embryologie. Übersetzt von B. VETTER. Jena 1880.
5. — On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo. Quart. Journ. of micr. science. N. S. Vol. XX. 1880.
6. BARROIS, Embryologie de quelques eponges de la Manche etc. Ann. sc. nat. Sér. 6. T. III. 1876.
7. E. v. BENEDEN, De la distinct. orig. du testic. et de l'ovaire etc. Bull. de l'acad. de Belgique. 2 Sér. T. XXXVII. 1874.
8. R. BERGH, Studien über die erste Entwicklung des Eies v. Gonothyreae Loveni. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
9. TH. BOVERI, Zellen-Studien. Jen. Zeitschr. Bd. XXI. 1887. Bd. XXII. 1888. Bd. XXIV. 1890.
10. W. K. BROOKS, On the life-history of Eutima, and on radial and bilateral symmetry in Hydroids. Zool. Anz. 7. Jahrg. Nr. 184.
11. O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle. 1876.
12. — Bemerkungen zur Gasträatheorie. Morph. Jahrb. Bd. IX. 1883.
13. — Protozoa. BRONN's Klassen und Ordnungen etc. Leipzig 1887—1889.
14. CIAMICIAN, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. 1878.
15. — Über den feineren Bau und die Entwickl. von Tubularia mesembryanthemum. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.
16. C. CLAUS, Die Typenlehre und HAECKEL's sogenannte Gasträatheorie. Wien 1874.
17. — Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschr. der math.-naturw. Klasse d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. XXXVIII. 1877.
18. — Zur Kenntnis der Aufnahme körperlicher Elemente von Entodermzellen der Coelenteraten. Zool. Anz. 4. Jahrg. Nr. 77.
19. — Entwicklung des Aequorideneies. Zool. Anz. 5. Jahrg. Nr. 112.
20. — Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag und Leipzig 1883.
21. H. W. CONN, Development of Tubularia cristata. Zool. Anz. 5. Jahrg. Nr. 121.
22. AL. ECKER, Entwicklungsgeschichte der grünen Armpolyphen. Freiburg 1853.
23. EHRENBURG, Über das Massenverhältnis der jetzt lebenden Kieselfusorien etc. Physik. Abhandl. d. k. Akad. d. Wissensch. Berlin 1836. Ersch. 1838.
24. — Mittheilungen aus den Verhandlungen der Ges. naturf. Freunde in Berlin. 1838.
25. FAUROT, Sur l'Adamsia palliata. Compt. rend. T. CI.
26. J. W. FEWKES, On the development of Agalma. Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. XI. Refer. in: Zool. Jahresbericht der Station in Neapel. 1885.

27. K. FIEDLER, Über Ei- und Samenbildung bei *Spongilla fluviatilis*. Diese Zeitschrift. Bd. XLVII.
28. W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Thl. 1—3. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI, XVIII und XX.
29. ——— Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.
30. ——— Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX.
31. FLOURENS etc., Bericht über vier Abhandlungen des Herrn LAURENT über die drei Arten von Reproduktionskörpern der *Hydra grisea vulgaris*. FRORIER'S Neue Notizen. Bd. XXIV. 1842.
32. H. FOL, Die erste Entwicklung des *Geryonideneies*. Jen. Zeitschr. f. Naturw. u. Med. Bd. VII. 1873.
33. M. J. FRAIPONT, Origine des organes sexuels chez les Campanularides. Zool. Anz. 3. Jahrg. Nr. 51.
34. M. GANIN, Materialien zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Schwämme. Warschau 1879. (Russ.) Ref. in: Jahresber. Zool. Stat. Neapel 1879 und Zool. Anz. 4. Jahrg. 1878. Nr. 9.
35. A. GOETTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgesch. der Thiere. Hft. 2: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer.
36. ——— Ebenda. Hft. 3: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Spongilla fluviatilis*.
37. ——— Ebenda. Hft. 4: Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata*.
38. W. HAACKE, Zur Speciesunterscheidung in der Gattung *Hydra*. Zool. Anz. 2. Jahrg. 1879. Nr. 43.
39. ——— Zur Blastologie der Gattung *Hydra*. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIV. 1880.
40. O. HAMANN, Der Organismus der Hydropolypen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV. 1882.
41. ——— Studien über Coelenteraten. Ebenda.
42. ——— Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei *Hydra*. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII.
43. ——— Beiträge zur Kenntnis der Medusen. Ebenda. Bd. XXXVIII.
44. ——— Die Urkeimzellen (Ureier) im Thierreich und ihre Bedeutung. Jen. Zeitschrift f. Naturw. Bd. XXI. 1887.
45. ——— Über die Entstehung der Keimblätter. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. VII. 1890.
46. E. HAECKEL, Generelle Morphologie.
47. ——— Die Kalkschwämme. 1872.
48. ——— Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht 1869.
49. ——— Die Gasträatheorie etc. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VIII u. IX. 1874 u. 1875.
50. ——— Studien zur Gasträatheorie. 1877.
51. A. HANCOCK, Notes on a species of *Hydra* etc. Ann. and Mag. of Nat. History. Vol. V. 2. Ser. 1850.
52. CL. HARTLAUB, Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei *Obelia*. Diese Zeitschr. Bd. XLI.
53. B. HATSCHKE, Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. Diese Zeitschr. Bd. XXIX.
54. ——— Lehrbuch der Zoologie. Hft. 1 u. 2. Jena 1890.



53. K. HEIDER, Zur Metamorphose der *Oscarella lobularis*. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. VI. 1886.
56. O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
57. — Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung etc. Ebenda.
58. — Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung etc. II. Ebenda. Bd. IV. 1878.
59. — Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1884.
60. — Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.
61. — Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.
62. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
63. R. HERTWIG, Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morph. Jahrb. Bd. II.
64. — Die Kerntheilung bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Jena 1884.
65. O. u. R. HERTWIG, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.
- 65a. — Die Actinien anatomisch und histologisch untersucht. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIV. 1880.
66. — Die Coelomtheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV.
67. — Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena 1885.
68. — Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien. Jena 1887.
69. S. J. HICKSON, On the sexual cells and the early stages in the development of *Millepora plicata*. Phil. Trans. roy. soc. of London. Vol. CLXXIX B. 1889.
70. TH. HINCKS, A history of the british Hydroid Zoophytes. London 1868.
71. TH. H. HUXLEY, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Übers. von J. W. SPENGLER. Leipzig 1878.
72. JICKEL, Der Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jahrb. Bd. VIII.
73. JOHNSTON, A history of the British Zoophytes. London 1847.
74. JOURDAN, Recherches zoologiques et histologiques sur les Zoanthaires du Golfe de Marseille. Ann. Sc. Nat. 6. T. X.
75. C. ISHIKAWA, Über die Abstammung der männlichen Geschlechtszellen bei *Eudendrium racemosum*. Diese Zeitschr. Bd. XLV.
76. — Über die Herkunft der weiblichen Geschlechtszellen bei *Podocoryne carnea* Sars. Diese Zeitschr. Bd. XLVII.
77. H. JUNG, Beobachtungen über die Entwicklung des Tentakelkranzes von *Hydra*. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883.
78. C. KELLER, Untersuchungen über die Anatomie und Entwicklung einiger Spongien des Mittelmeeres. Basel 1876.
79. — Studien über die Organisation und Entwicklung der Chalcidien. Diese Zeitschr. Bd. XXXIII.
80. — Untersuchungen über neue Medusen aus dem rothen Meere. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVIII. 1883.
81. S. KENT, Manual of the Infusoria. 1881—1882.

82. L. KERSCHNER, Zur Entwicklungsgeschichte von Hydra. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880. Nr. 64.
83. ——— Keimzelle und Keimblatt. Diese Zeitschr. Bd. XLV.
84. H. KLAATSCH, Beiträge zur genaueren Kenntniss der Campanularien. Morph. Jahrb. Bd. IX. 1884.
85. N. KLEINENBERG, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
86. ——— Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium. Diese Zeitschr. Bd. XXXV.
87. ——— Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
88. G. v. KOCH, Vorläufige Mittheilungen über Coelenteraten. II. Zur Anatomie und Entwicklung von Tubularia. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VII.
89. ——— Mittheilung über Coelenteraten. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
90. ——— Vorläufige Mittheilung über die Gorgonien von Neapel und über die Entwicklung der Gorgonia verrucosa. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. III.
91. ——— Die Gorgoniden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. XV.
92. A. KOROTNEFF, Histologie de l'Hydre et de la Lucernaire. Arch. de zool. exp. et gén. T. V. 1876.
93. ——— Sur le développement de l'oeuf de la Hydre. Compt. rend. 1878.
94. ——— Entwicklung der Myriothela. Zool. Anz. 2. Jahrg. 1879. Nr. 25.
95. ——— Zur Kenntniss der Embryologie der Hydra. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
96. ——— Cunocantha und Gastrodes. Diese Zeitschr. Bd. XLVII.
97. E. KORSCHULT und K. HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Hft. 1. Jena 1890.
98. A. KOWALEVSKY, Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten. Göttinger Nachr. 1868.
99. ——— Zur Entwicklungsgeschichte der Alcyoniden Sympodium und Clavularia. Zool. Anz. 2. Jahrg. 1879. Nr. 38.
100. ——— Zur Entwicklungsgeschichte der Lucernaria. Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884. Nr. 484.
101. A. KOWALEVSKY und A. F. MARION, Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires. Ann. Mus. H. N. Marseille. Vol. I.
102. A. KROHN, Über einige niedere Thiere. J. MÜLLER's Archiv. 1853.
103. ——— Über die frühesten Entwicklungsstufen der Pelagia noctiluca. J. MÜLLER's Archiv. 1855.
104. C. FR. W. KRUKENBERG, Vergleichend-physiologische Studien. Reihe I und II. Heidelberg.
105. N. KULTSCHITSKY, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalcephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.
106. ——— Über die Eireifung und die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris marginata. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888.
107. H. DE LACAZE-DUTHIERS, Développement des Coralliaires. Arch. de zool. expér. et génér. 1873. Bd. II.
108. R. LANKESTER, On the germinal layers of the embryo as the basis of the genealogical classification of animals. Ann. and Mag. of Nat. Hist. 1873.
109. ——— On the invaginate planula of Paludina. Quart. Journ. Micr. Sc. 1875.
110. ——— Notes on the embryology and classification of animal kingdom. Quart. Journ. of Micr. Sc. 1877.

444. LAURENT, Zoophytologie. in Vaillant: Voyage autour du monde sur la Bonite. Paris 1844.
442. R. v. LENDENFELD, Über Coelenteraten der Südsee. IV. *Eucopella campanularia* nov. gen. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1883.
443. LEUCKART, Jahresbericht für 1868 und 1869. WIEGMANN'S Archiv. 1870. Bd. II.
444. F. LEYDIG, Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in der Thierwelt und nach ihrer Bedeutung. Isis 1848.
445. — Einige Bemerkungen über den Bau der Hydren. MÜLLER'S Archiv. 1854.
446. — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883.
447. — Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
448. — Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. Morph. Abth. Bd. III.
449. O. MAAS, Über die Entwicklung des Süßwasserschwammes. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.
420. W. MARSHALL, Bemerkungen über die Coelenteratennatur der Spongien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII.
421. — Über einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolyphen und über eine neue Form der Hydra viridis. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII.
422. — Die Ontogenie von Reniera filigrana. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII.
423. — Die Entdeckungsgeschichte der Süßwasserpolyphen. Leipzig 1885.
424. MERESCHKOWSKY, On the mode of development of the tentacles in the genus Hydra. Ann. and Mag. nat. hist. Vol. II. 5. ser. 1878.
425. E. METSCHNIKOFF, Über die Entwicklung einiger Coelenteraten. Bull. Acad. d. Sc. de St. Pétersbourg. T. XV. 1874.
426. — Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
427. — Zur Entwicklungsgesch. der Kalkschwämme. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
428. — Spongiologische Studien. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.
429. — Vergleichend-embryologische Studien. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1882.
430. — Über die intracelluläre Verdauung bei Coelenteraten. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880. Nr. 56.
431. — Zur Lehre über die intracelluläre Verdauung niederer Thiere. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882. Nr. 113.
432. — Vergleichend-embryologische Studien. IV. Über die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. Diese Zeitschr. Bd. XLII.
433. — Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organen. Wien 1886.
434. FR. MÜLLER, Zur Kenntniss des Furchungsprocesses im Schneckeneie. WIEGMANN'S Arch. f. Naturgesch. 44. Jahrg. 1848.
435. M. NUSSBAUM, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.
436. — Über die Theilbarkeit der lebendigen Materie. II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX.
437. PALLAS, Elenchus Zoophytorum. Hagae Comitum 1766.
438. W. PRITZNER, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.
439. — Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1886.



440. J. H. PILLSBURY, Development of the planula of *Clava leptostyla*. Amer. Monthly Micr. Journ. Vol. III. — Zool. Jahresber. Stat. Neapel. 1882.
441. C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
442. — Über Zelltheilung. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.
443. A. J. RÖSEL VON ROSENHOF, Insekten-Belustigung. Thl. III. Nürnberg 1755.
444. W. SALENSKY, Die Urform der Heteroplastiden. Biol. Centralbl. Bd. VI. 1886.
445. — Études sur le développement du Vermet. Arch. Biol. T. VI. 1885 (erschienen 1887).
446. P. u. FR. SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. II, Hft. 3. 1889. Wiesbaden.
447. J. C. SCHÄFFER, Die grünen Armpolypen, die geschwänzten und ungeschwänzten zackigen Wasserflöhe etc. Regensburg 1755.
448. O. SCHMIDT, Zur Orientirung über die Entwicklung der Spongien. Diese Zeitschrift. Suppl.-Bd. XXV. 1875.
449. — Das Larvenstadium von *Ascetta primordialis* und *Ascetta clathrus*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
- 449a. K. C. SCHNEIDER, Histologie von *Hydra fusca* etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.
450. M. SCHULTZE, Beobachtung der Samenthierchen, der Eibildung etc. von *Hydra*. In J. J. S. STEENSTRUP's »Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur«.
451. O. SCHULTZE, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. I. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.
452. F. E. SCHULZE, Über den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. Leipzig 1871.
453. — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Diese Zeitschrift.
  - I. Über den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus* Haeckel. Bd. XXV. Suppl.-Bd.
  - II. Die Gattung *Halisarca*. Bd. XXVIII. 1877.
  - IV. Die Familie der *Aplysinidae*. Bd. XXX.
  - V. Die Metamorphose von *Sycandra raphanus*. Bd. XXXI.
  - VI. Die Gattung *Spongelia*. Bd. XXXII.
  - VII. Die Familie der *Spongidae*. Bd. XXXII.
  - IX. Die *Plakiniden*. Bd. XXXIV.
  - X. *Corticium candelabrum* O. Schm. Bd. XXXV.
- 453a. — Über cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbelthieren. Archiv f. mikr. Anat. Bd. V. 1869.
454. A. SEDGWICK, On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions. Quart. Journ. Micr. Sc. (2.) Vol. XXIV.
455. — The development of the Cape Species of *Peripatus*. P. 3. Quart. Journ. Micr. Sc. (2.) Vol. XXVII.
456. C. v. SIEBOLD, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere. Berlin 1848.
457. W. J. SOLLAS, On the development of *Halisarca lobularis*. Quart. Journ. Micr. Sc. (2.) Vol. XXIV.
458. E. STRASBURGER, Die Kontroversen der indirekten Kerntheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.

459. J. THALLWITZ, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII.
460. A. TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden. (Russ). Nachr. d. k. Ges. der Liebhb. der Naturw., Anthropol. u. Ethn. Moskau 1887.
461. A. TREMBLEY, Mémoires, pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce. 1744.
462. A. DE VARENNE, Recherches sur la reproduction des Polypes Hydriques. Arch. zool. expér. et gén. T. X.
463. WAGLER UND GOEZE, in: Neueste Mannigfaltigkeiten. Jahrg. I. Berlin 1778.
464. R. WAGNER, Icones zootomicae. Leipzig 1844.
465. W. WALDEYER, Archiblast und Parablast. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.
466. ——— Über Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888.
467. E. B. WILSON, Variations in the yolk-cleavage of Renilla. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882. Nr. 123.
468. ——— The development of Renilla. Philos. Trans. Vol. CLXXIV. 1884.
469. H. V. WILSON, Development of Manicinia areolata. Journ. of Morphology. Vol. II. 1889.
470. A. WEISMANN, Über den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880. Nr. 61.
471. ——— Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880. Nr. 55.
472. ——— Beobachtungen an Hydroid-Polypen. Zool. Anz. 4. Jahrg. 1884. Nr. 75 u. 77.
473. ——— Observations sur l'origine des cellules sexuelles des Hydroides. Ann. Sc. Nat. 6 Sér. T. XI.
474. ——— Die Entstehung der Sexualzellen bei Hydromedusen. Jena.
475. ——— Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Biol. Centralbl. Bd. IV. 1885.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel IX.

Alle Figuren beziehen sich auf *Hydra grisea*, nur Fig. 5 auf *Hydra* sp. ?; alle sind gezeichnet bei ZEISS Apochrom. Hom. Imm. 2,00 mm, Apert. 1,30, Oc. 8, Fig. 9 und 14, Oc. 12.

Fig. 1. Junges Keimbläschen; ein großer Nucleolus. Vergr. 4060.

Fig. 2. Junges Keimbläschen; Auftreten neuer Nucleolen. Vergr. 4060.

Fig. 3. Älteres Keimbläschen; Sonderung des Achromatins und Chromatins im Fadenwerk. Vergr. 4060.

Fig. 4. Ausgebildetes Keimbläschen. Vergr. 4060.

Fig. 5. Beginnende Rückbildung des Keimbläschens; Schrumpfung der Membran, Auftreten des Fadenknäuels; Zerfall der Nucleolen. Vergr. 4060.

Fig. 6 u. 7. Rückbildung des Keimbläschens und Ausbildung der ersten Richtungsspindel. Fig. 7a und 7b sind zwei zusammengehörende Schnitte. Vergr. 4060.

Fig. 8. Erste Richtungsspindel. Vergr. 4060.

Fig. 9. Erster Richtungskörper abgeschnürt. Vergr. 4400.

Fig. 10. Zweite Richtungsspindel. Beginn des Auseinanderrückens der Chromosomen. Vergr. 4060.

Fig. 11. Zweiter Richtungskörper abgeschnürt, Eikern in der Ausbildung begriffen. Auf dem Schnitt war der zweite Richtungskörper nur angeschnitten, daher der Unterschied in der Größe gegenüber dem ersten. Vergr. 4060.

Fig. 12. Eikern, dem Befruchtungsgrübchen anliegend. Vergr. 4060.

Fig. 13. Eikern (*eik*) und Spermakern (*spk*). Vergr. 4060.

Fig. 14. Eikern und Spermakern, welcher gewachsen ist, haben sich an einander gelagert. Vergr. 4400.

Fig. 15. Furchungskern. Vergr. 4060.

Fig. 16 u. 17. Theilung des Furchungskernes. Vergr. 4060.

### Tafel X.

Alle Figuren beziehen sich auf *Hydra grisea*. Fig. 9 ist bei ZEISS achrom. F, die übrigen bei D, Oc. 2 gezeichnet.

Fig. 1. Reifes Ei, im Napf, welches von der zurückgewichenen Ektodermhülle (*ect*) gebildet wird, sitzend. Am distalen Pol das Befruchtungsgrübchen, darunter der Eikern (*eik*). Vergr. 230.

Fig. 2. Entodermbildung, mehrere Zellen in der Furchungshöhle liegend, andere einwandernd. Zelle *a* in Quertheilung. Fig. 2*a* zeigt die zur Zelle *a* gehörende zweite Tochterplatte. Vergr. 230.

Fig. 3. Vorgeschrrittenes Stadium der Entodermbildung. Vergr. 230.

Fig. 4. Ende der Entodermbildung; Beginn der Abgrenzung der Keimblätter gegen einander. Vergr. 230.

Fig. 5—8. Ausbildung der Schale. Fig. 6. Beginn der Chitinausscheidung an den Spitzen der Fortsätze der Ektodermzellen. Fig. 7. Chitinisirung der Fortsätze beendet, Übergreifen derselben auf den übrigen Zellkörper. Fig. 8. Schale fertig gebildet. *ect*, Ektoderm; *ent*, Entoderm. Vergr. 230.

Fig. 9. Keim acht Tage nach dem Abfallen vom Mutterthier. Innere Keimhülle (*ih*) gebildet. *sch*, Schale; *ect*, Ektoderm; *ent*, Entoderm. Vergr. 520.

### Tafel XI.

Die Figur 8 ist bei ZEISS achrom. F, die übrigen bei D, Oc. 2 gezeichnet.

Fig. 1. *H. grisea*. Zelle *a* in der Einwanderung begriffen. Fig. 1*a* und 1*b* dasselbe Ei. Zelle *a* in Schieftheilung. Fig. 1*b* zeigt einen Schnitt durch die Seite der Zelle *a*. Vergr. 230.

Fig. 2. *H. fusca*; am distalen Pol Zelle *a* in der Furchungshöhle liegend. Zelle *b* zeigt Längstheilung, Zelle *c* Quertheilung. Fig. 2*a* dasselbe Ei. 2 Schieftheilungen. Vergr. 230.

Fig. 3 und 3*a*. *Hydra* sp. ?; zwei Quertheilungen; in Fig. 3*a* eine Zelle in der Furchungshöhle liegend. Vergr. 230.

Fig. 4. *Hydra* sp. ?; eine Schieftheilung und eine Quertheilung einer Blastodermzelle und eine Theilung einer Entodermzelle. Vergr. 230.

Fig. 5 u. 6. *Hydra fusca*. Bildung der Schale (*sch*) und der inneren Keimhülle (*ih*). *ect*, Ektoderm; *ent*, Entoderm. Vergr. 230.

Fig. 7. *Hydra* sp. ?; Beginn der Schalenbildung. *ect*, Ektoderm; *ent*, Entoderm. Vergr. 230.

Fig. 8. *Hydra* sp. ?; Schale (*sch*) fertig gebildet. Beginn der Bildung der interstitiellen Zellschicht. *ect*, Ektoderm; *ent*, Entoderm. Vergr. 520.



## Tafel XII.

Fig. 1. Männliches Thier von Hydra sp.? Vergr. 40.

Fig. 2. Weibliches Thier von Hydra sp.? beim Ankleben der Eier. Verg. 40.

Fig. 3. Ei von *H. viridis* nach KLEINENBERG (85, Fig. 44, Taf. III). *sch*, Schale; *ih*, innere Keimhülle.

Fig. 4. Ei von *H. grisea*. *sch*, Schale; *ih*, innere Keimhülle. Vergr. 60.

Fig. 5. Ei von Hydra sp.? *sch*, Schale; *ih*, innere Keimhülle. Vergr. 60.

Fig. 6. Ei von Hydra fusca. *sch*, Schale; *ih*, innere Keimhülle. Vergr. 60.

Fig. 7. Hydra sp.? Ende der Bildung der interstitiellen Schicht (*is*). *ect*, Ektoderm; *ent*, Entoderm; *sch*, Schale; *ih*, innere Keimhülle. ZEISS achrom. F., Oc. 2. Vergr. 520.

Fig. 8. Embryo von Hydra sp.? aus der Schale frei werdend. Vergr. 30.

Fig. 9. Etwas älterer Embryo; Bildung der Leibeshöhle (*lh*), Anlage von Tentakeln (*t*). *ect*, Ektoderm; *stl*, Stützlamelle; *ent*, Entoderm; *sch*, Schale; *ih*, innere Keimhülle. Vergr. 60.

Fig. 10. Hydra sp.? Theil eines Längsschnittes durch den Embryo Fig. 9. *dz*, Deckzellen des Ektoderms; *is*, interstitielle Zellen; *nk*, Nesselkapselbildungszellen; *stl*, Stützlamelle; *ent*, Entoderm. Vergr. 520.

Fig. 11. Längsschnitt durch einen Embryo von Hydra sp.? Die Schale, in der der Embryo saß, ist nicht gezeichnet. *ect*, Ektoderm; *stl*, Stützlamelle; *ent*, Entoderm; *lh*, Leibeshöhle mit Gewebsetzen und Pseudozellen; *t*, Tentakelanlage. Vergr. 60.

Fig. 12. Theil des Längsschnittes Fig. 11. *ect*, Ektoderm; *nk*, Nesselkapselbildungszellen; *ent*, Entoderm. Vergr. 230.

Fig. 13. Embryo von Hydra sp.? mit drei Armen. Die Schale, in der er noch saß, ist nicht mit gezeichnet. Vergr. 20.

# Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugethierspermatozoen.

Von

Dr. E. Ballowitz,

Privatdocent und Prosektor an der Universität Greifswald.

---

Mit Tafel XIII—XV.

---

Nachdem ich kürzlich (1) in der »Internationalen Monatsschrift für Anatomie und Physiologie« über eine Struktur des Endstückes der Säugethierspermatozoen berichtet, mögen in dieser Arbeit einige Mittheilungen folgen, welche hauptsächlich den feineren Bau der den Achsenfaden umgebenden Hülle betreffen; sind doch gerade hierüber die Meinungen der Forscher noch sehr getheilt, ein Umstand, der sich wohl dadurch erklärt, dass es sich hier um eine sehr feine, schwer erkennbare Bildung handelt. Ich hoffe, dass die folgenden Untersuchungen nicht ungeeignet sein werden, zur Klärung und definitiven Entscheidung dieser Fragen beizutragen; dieselben dürften schon aus dem Grunde nicht ohne Werth sein, weil, wie JENSEN (17, p. 380) treffend bemerkt, das in Rede stehende Strukturverhältnis seiner Subtilität wegen zu denjenigen gehört, »die nur mittels einer größeren Anzahl übereinstimmender Beobachtungen ins Reine gebracht werden können«.

Im Anschluss hieran sollen dann Beobachtungen über die Struktur des Achsenfadens und des Kopfes der Säugethierspermatozoen mitgetheilt werden; auch die Insertionsverhältnisse der Geißel am Kopf habe ich einer näheren Untersuchung unterzogen.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit gaben mir die höchst merkwürdigen Beobachtungen, welche EIMER (2) an den Spermatosomen gewisser Fledermäuse gemacht und 1874 in den Verhandlungen der Würzburger physikalisch-medicinischen Gesellschaft veröffentlicht hat. Da ich mehrfach auf diese Beobachtungen EIMER's zurückkommen muss, erscheint es geboten, die betreffenden Stellen hier wörtlich anzuführen. Der genannte Forscher sagt l. c. p. 96: »Das Mittelstück der Spermatosomen ließ bei *Vesperugo noctula* und *Plecotus auritus*,

wenn auch meist äußerst schwach angedeutet, und bei letzterem Thiere außerdem nur in seltenen Fällen, eine Art querer, äußerst feiner Streifen erkennen, durch welche dasselbe in eine Anzahl über einander gelagerter Abschnitte eingetheilt wurde.

Dieses Verhalten hatte ich im Januar 1872 zuerst in weit deutlicherer Weise bei einer anderen Art von Fledermäusen gesehen, und es hatte dasselbe den Anstoß zu der ganzen vorliegenden Untersuchungsreihe gegeben. Leider aber habe ich mir die Art nicht gemerkt. Meine damalige Voraussetzung, es werden die Eigenthümlichkeiten der Spermatozoen bei den verschiedenen, sich so nahe stehenden Gattungen, bezw. Arten, keine großen Abweichungen zeigen, erwies sich als falsch, denn ich habe bei den später untersuchten Thieren die in Rede stehenden Strukturverhältnisse nie wieder so deutlich ausgeprägt gefunden, wie an denjenigen jener fraglichen Species.

Dort war das Mittelstück von etwa  $\frac{1}{3}$  aller Samenelemente durch deutliche Querlinien in zahlreiche — von der breiten Fläche derselben betrachtet — viereckige oder sechseckige Theilchen abgetheilt. An einzelnen waren diese Theilchen aufs deutlichste je durch einen Zwischenraum von einander getrennt und erschienen als Stückchen, welche nur durch den Centralfaden verbunden und zusammengehalten wurden, wie etwa Perlen durch die Schnur.

In seltenen Fällen waren diese Stückchen mehr unregelmäßig, und bei etwas schwächerer Vergrößerung erschien dann das Mittelstück nicht scharf, geradlinig, sondern zackig begrenzt.

Es fanden sich übrigens bei unserer Fledermaus alle Übergänge zwischen Samenfäden, deren Mittelstück förmlich zerstückelt war, und solchen, die nicht einmal eine Spur von Querstreifung zeigten.

An den Samenelementen der übrigen, später untersuchten Arten von Fledermäusen, war das beschriebene Verhalten des Mittelstückes am wenigsten deutlich ausgesprochen bei *Synotus*; bei *Vesperugo noctula* dagegen erschien dieses einige Male gleichfalls geradezu gestückelt. « —

In einer nachträglichen Bemerkung erwähnt EIMER dann (l. c. p. 107), dass er die Fledermaus, an deren Samenfäden er die »schöne Gliederung« des Mittelstückes zuerst beobachtet hatte, durch einen glücklichen Zufall wieder erlangte, und daß dieselbe die Zwergfledermaus, *Vesperugo pipistrellus* K. et Blas. ist.

»Die Untersuchung zeigte mir auch jetzt auf das prachtvollste die Eingangs beschriebenen Bauverhältnisse, und muss ich dieses Thierchen auf das angelegentlichste Denjenigen empfehlen, welche meine Angaben



prüfen wollen. Erst nachdem man hier alle die beschriebenen Einheiten mit der überraschenden Deutlichkeit, in welcher sie sich darbieten, beobachtet hat, wird man auch an den Spermatozoen der übrigen Thiere sich leichter orientiren können. Hals, Gliederung, Centralfaden — Alles lässt sich hier mit größter Schärfe — die Gliederung, wie ich jetzt finde, schon bei schwachen Vergrößerungen — erkennen. Nur fand ich wieder, dass die letztere bei einzelnen Individuen kaum zu sehen war, während sie bei anderen in einigen Fällen an nahezu sämtlichen Samenfäden vorzüglich ausgebildet erschien.«

In den Fig. 4—4 der seiner Abhandlung beigegebenen Taf. V bildet EIMER die Samenfäden von *Vesperugo pipistrellus*, *Vesperugo noctula*, *Synotus Barbastellus* und *Plecotus auritus* ab. Drei Elemente von *V. Pipistrellus* (Fig. 1 *B, C, D*) werden so dargestellt, dass das Mittelstück in zahlreiche regelmäßige, nach hinten hin allmählich an Größe abnehmende Segmente der Quere nach zerfallen ist; die Segmente werden durch einen Achsenfaden zusammengehalten.

Diese bei den Fledermäusen beobachtete »Gliederung« sucht EIMER sodann auch bei zahlreichen anderen Säugethieren nachzuweisen (Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte, Maus, Stier, Kater, Hermelin, Hund, Mensch) (l. c. p. 97—102).

Mit diesen Beobachtungen EIMER's stimmen nun allerdings manche Forscher, wie z. B. RENSON (3) überein, welche bei den Säugethieren eine Zusammensetzung der Hülle des Achsenfadens auf der Strecke des Verbindungsstückes aus Segmenten oder ringförmigen Stücken annehmen<sup>1</sup>. Die Mehrzahl der Untersucher, z. B. G. PLATNER (4), H. BROWN (5) und Andere neigen sich indessen der Ansicht zu, dass es sich in der bei vielen Säugethieren oft zur Beobachtung kommenden »Querstreifung« oder »Querzeichnung« um eine spiralige Bildung handle, welche in mehr oder weniger engen Touren den Achsenfaden umgiebt.

Über die Ausdehnung dieser Spiralbildung bestehen dann wieder Differenzen: nach den Einen soll dieselbe sich auch auf das Hauptstück fortsetzen, während sie nach Anderen (BROWN [5], PLATNER [4], FÜRST [6, 7]) nur dem Verbindungsstück zukommt. NIESING (8) und FÜRST (6, 7) behaupten, dass diese Bildung sich nur an den noch nicht entwickelten Spermatosomen vorfindet, den reifen Gebilden dagegen fehlt. Eben so hält RETZIUS (9) die Spermatozoen für homogen.

<sup>1</sup> Es liegt nicht in meiner Absicht, hier eine historisch-litterarische Zusammenstellung der Ansichten über diesen Gegenstand zu geben; ich muss in Bezug hierauf auf die Ausführungen von RETZIUS (9) und JENSEN (17) verweisen. In meiner Abhandlung werde ich ohnehin genöthigt sein, auf die meisten früheren Angaben kritisch noch näher einzugehen.

Außerdem sind endlich noch andere Spiralsäume (KRAUSE [10, 11, 12], LEYDIG [13]), und sogar undulirende Membranen (GIBBES [14, 15]) an den Spermiosomen der Säugethiere beschrieben worden.

Demnach würden hauptsächlich folgende Fragen zu entscheiden sein: Ist eine Spiralbildung an der Geißel der Säugethierspermiosomen vorhanden oder nicht? Wenn vorhanden, wie weit erstreckt sich dieselbe? Kommt sie auch der ausgebildeten, anscheinend homogenen Hülle zu? Woher kommt es, dass die an dem unreifen Spermiosom meist deutliche Querzeichnung mit der Reife des Gebildes verschwindet? Wird die Hülle von dieser Spiralbildung allein hergestellt oder nehmen noch andere Substanzen Antheil an der Bildung derselben? Sind noch sonstige Spiralsäume und undulirende Membranen nachweisbar?

Mit diesen Fragen hat sich nun in letzter Zeit JENSEN (16, 17) in einer sehr bemerkenswerthen Arbeit (17) beschäftigt und dahin entschieden, dass in der That eine Spiralbildung vorliegt. Dieser Forscher erhielt seine Resultate durch Untersuchungen an der Ratte, einem Objekt, welches auch ich (18) schon früher, vor der Veröffentlichung von JENSEN, zum Gegenstande eines genaueren Studiums gemacht hatte. Zugleich hat JENSEN in dieser neuen Abhandlung (17) seine früheren Mittheilungen (19, 20) berichtigt, nachdem ich selbst dieselben zuvor in einer ausführlichen Kritik (18) bereits richtig gestellt hatte.

Ich kann nun nicht umhin, einzugestehen, dass JENSEN mir in manchen Punkten zugekommen ist, und Vieles bereits gebracht hat, was ich schon vorher eruiert hatte und eigentlich in dieser Arbeit niederlegen wollte. Indessen mache ich dieses Geständnis nicht ungern, weil durch die Übereinstimmung der Beobachtungen JENSEN's mit den meinigen eine Bürgschaft mehr für die Richtigkeit derselben gegeben wird. Ich kann mich daher in manchen Punkten in so fern auch um so kürzer fassen, als ich nur nöthig haben werde, auf die Arbeit JENSEN's und seine sehr korrekten Zeichnungen (17, Taf. XXII—XXIV) zu verweisen.

Überhaupt will ich darauf verzichten, eine Detailbeschreibung der Spermatozoenformen der von mir untersuchten Arten zu liefern, wie es zum Theil ja schon von FÜRST und Anderen begonnen ist, obwohl gerade eine genaue Beschreibung der so häufig zum Untersuchungsgegenstande dienenden Säugethierspermatozoen nicht ohne Werth wäre. Vielmehr werde ich mich darauf beschränken, nur das Wichtige und allen Formen mehr oder weniger Gemeinsame hervorzuheben.

Folgende Säugethierarten konnte ich in den Bereich meiner Untersuchungen ziehen:

Chiroptera:      Rhinolophus Ferrum equinum K. u. Blas.

	<i>Plecotus auritus</i> K. u. Blas.
	<i>Vesperugo noctula</i> K. u. Blas.
	<i>Vesperugo pipistrellus</i> K. u. Blas.
	<i>Vespertilio murinus</i> Schreb.
Insectivora:	<i>Talpa europaea</i> L. Maulwurf.
	<i>Erinaceus europaeus</i> L. Igel.
Carnivora:	<i>Felis domestica</i> Briss. Hauskatze.
	<i>Canis familiaris</i> L. Haushund.
	<i>Meles Taxus</i> Blas. Dachs.
	<i>Lutra vulgaris</i> Erxl. Fischotter.
Rodentia:	<i>Sciurus vulgaris</i> L. Eichhörnchen.
	<i>Mus decumanus</i> Pall. Wanderratte.
	<i>Mus musculus</i> L. Hausmaus.
	<i>Lepus cuniculus</i> L. Kaninchen.
	<i>Cavia cobaya</i> Maregr. Meerschweinchen.
Artiodactyla:	<i>Ovis aries</i> L. Hausschaf.
	<i>Bos taurus</i> L. Hausrind.
	<i>Sus scrofa</i> L. Hausschwein.
Perissodactyla:	<i>Equus caballus</i> L. Pferd.

Ich will mit der Schilderung des Baues der Samenkörper der Chiropteren beginnen (Taf. XIII).

Wie schon EIMER gefunden hat (siehe oben), verhalten sich die Spermatozoen bei den Chiropteren nicht gleich, sind vielmehr, je nach der Art, merkwürdig verschieden (cf. *Vesperugo* [Fig. 4—21] und *Rhinolophus* [Fig. 29—34]). Die Species nun, bei welchen ich das von EIMER beschriebene interessante Strukturverhältnis des Verbindungsstückes gefunden habe, sind *Vesperugo pipistrellus* K. u. Blas. und *Vesperugo noctula* K. u. Blas. Ich kann aber nicht sagen, dass ich die Querzeichnung bei der ersteren Art deutlicher gesehen habe, als bei *Vesperugo noctula*, und dass die letztere für diese Untersuchung weniger geeignet sei. Vielmehr fand ich bei letzterer Art die fragliche Struktur oft außerordentlich deutlich sichtbar. Dazu kommt, dass die Spermatosomen von *V. noctula* etwas größer sind, als die von *V. pipistrellus*, wenn auch sonst die Samenkörper beider Thiere sich sehr gleichen (vgl. Fig. 4—12 von *Vesperugo noctula* und Fig. 13—21 von *Vesperugo pipistrellus*). Ich lege daher hauptsächlich *Vesperugo noctula* der folgenden Schilderung zu Grunde.

Wie bei allen Wirbelthieren, setzten sich auch bei dieser Fledermaus die Samenkörper aus einem Kopf (*K*) und einer kontraktilem Geißel zusammen. An der Geißel fällt sofort das außerordentlich deutliche, von den übrigen Theilen scharf abgesetzte Verbindungs-



stück<sup>1</sup> (V) auf. Schon VON LA VALETTE ST. GEORGE (23) giebt für die Spermatozoen der Chiropteren als charakteristisch an, dass das Verbindungsstück an denselben sehr deutlich sei; wir werden indessen sehen, dass dies nicht für alle Arten gilt. Bei *Vesperugo noctula* ist dieser Abschnitt 0,0171 mm lang, vorn quer abgeschnitten und hier 0,0048 mm breit; nach hinten hin verjüngt er sich von der Mitte ab allmählich. Verändert der Samenkörper seine Lage, so dass der abgeplattete Kopf Kantenstellung einnimmt (Fig. 4, 14), so erscheint das Verbindungsstück sehr deutlich schmaler und zeigt eine Breite von nur 0,0009 mm. Es ergibt sich hieraus, wie schon EIMER hervorhebt, eine auffällige Abplattung des im Verhältnis zu der Größe des Samenkörpers sehr breiten Verbindungsstückes (Fig. 4, 14).

Untersucht man mit 0,8%iger Kochsalzlösung verdünntes Sperma aus dem Nebenhoden einer winterschlafenden Fledermaus, ohne weiteren Zusatz mit einer guten Immersion<sup>2</sup>, so erscheinen gewöhnlich die meisten Spermatozoen auf der Strecke des Verbindungsstückes homogen und mit glatten Kontouren (Fig. 15). Die Substanz dieses Abschnittes

<sup>1</sup> Ich folge auch hier der Terminologie, welche G. RETZIUS (9) eingeführt hat, obwohl dieselbe nicht mehr mit der Struktur der Spermatozoen im Einklang steht. G. RETZIUS unterscheidet ein Verbindungsstück (= dem Mittelstück SCHWEIGGER-SEIDEL's [24]), Hauptstück und Endstück. Nun ist durch die Untersuchungen A. v. BRUNN's (22) bewiesen, dass Verbindungsstück und Hauptstück von einem Achsenfaden durchzogen werden, welcher als Endstück frei zu Tage tritt. Nach meinen Untersuchungen zeigt der völlig isolirte Achsenfaden, abgesehen davon, dass er sich nach hinten hin allmählich verjüngt, auf der Strecke des Verbindungsstückes und Hauptstückes durchaus keine Unterschiede; auch markirt sich an ihm die Grenze beider Abschnitte in keiner Weise. Die Unterschiede zwischen Verbindungsstück und Hauptstück sind daher lediglich auf die Hülle beschränkt. Man dürfte daher eigentlich nur die Abschnitte der Hülle mit diesen Bezeichnungen belegen. Dazu kommt, dass bei vielen Säugern, z. B. den Chiropteren, das eigentliche »Verbindungsstück«, d. h. der Abschnitt, welcher die Geißel mit dem Kopf verbindet, das »Halsstück« des Achsenfadens ist. Es sei aber ferne von mir, wieder neue Bezeichnungen einführen zu wollen.

<sup>2</sup> Ich benutzte hauptsächlich WINKEL's homogene Immersion 1/24 mit Zuhilfenahme des ABBE'schen Beleuchtungsapparates. Als Lichtquelle diente mir von einer weißen Wolke reflektirtes Tageslicht, oder häufiger noch direktes, durch eine matt geschliffene Fensterscheibe abgeblendetes Sonnenlicht. Mit der Anwendung künstlichen Lichtes, welches JENSEN (17) empfiehlt, habe ich mich hier nicht so recht befreunden können. Auch die Anwendung farbiger Gläser, welche TH. W. ENGELMANN für Untersuchungen empfiehlt, bei welchen es sich um sehr zarte, auch mit starken Vergrößerungen schwer erkennbare Strukturen handelt, ließ mich nicht mehr erkennen. Ein schwach grünes, in das Ocular eingesetztes Glas macht allerdings das direkte, durch die matte Fensterscheibe abgeblendete Sonnenlicht dem Auge angenehmer, so dass diese Untersuchungen dadurch etwas weniger anstrengend werden.

ist mattglänzend. Nur in der Mitte erkennt man immer sehr deutlich eine helle, resp. bei veränderter Einstellung, dunkle feine centrale Längslinie, auf welche ich später noch zurückkommen werde. Bei vielen Samenkörpern gewahrt man jedoch bei genauer Beobachtung und guter Beleuchtung eine zarte, verwischte Querzeichnung, die an manchen Elementen schärfer hervortritt und auch bei Kantenstellung der Gebilde deutlich wird. Dieser Befund, welchen man bei zahlreichen Männchen erhält, würde uns in der Erkenntnis der feineren Struktur wenig fördern. Bei anderen Männchen indessen, welche zu dem gleichen Zeitpunkt (December bis März) getötet wurden, fand ich ein anderes Verhalten der Spermatozoen. Hier erschienen nur wenige Samenkörper ganz homogen, vielmehr zeigte die Mehrzahl, und viele sehr deutlich, die charakteristische »Querzeichnung«. Das Bild derselben ist sehr wechselnd und schwer zu beschreiben, giebt aber bei genauer mikroskopischer Analyse nicht unwichtige Aufschlüsse (Fig. 4—4, 8—10, 13, 14, 18—20).

Stellt man ein mit den breiten Flächen der Deckglasfläche parallel liegendes und in einer horizontalen Ebene ausgebreitetes Verbindungsstück bei guter Beleuchtung ein, so erkennt man neben der hellen, resp. dunklen centralen Linie (Achsenfaden, siehe unten) auf jeder Seite derselben eine Reihe heller und dunkler Punkte. Diese Punkte sind aber nicht alle gleichmäßig deutlich; sie können an demselben Spermatozoon an einer Stelle bald dunkler und schärfer hervortreten, an einer anderen Stelle weniger deutlich, verschwommen sein. Häufig zeichnen sich auch einige, merkwürdig zerstreut liegende Punkte durch stärkeren Glanz aus und fallen hierdurch besonders auf (Fig. 8). Bei genauem Hinsehen erkennt man nun, dass diese, wie Stückchen erscheinenden Punkte jeder Seite sich nicht entsprechen, vielmehr liegt ein dunkler Punkt der einen Seite in gleicher Höhe mit dem hellen der anderen Seite, so dass ein Alterniren der Punkte stattfindet. Dieses Alterniren ist an den meisten Stellen sehr genau festzustellen. Bei geringer Bewegung der Mikrometerschraube gelingt es an vielen Stellen nun leicht, die dunklen Punkte der beiden Seiten mit einander in Verbindung zu bringen, so dass eine um den centralen Faden herumgelegte spiralige Bildung auftritt. Diese beiden optischen Erscheinungen wären nun nicht gut möglich, trotz der Feinheit der Bildung, wenn es sich um einfache, auf dem Achsenfaden aufgereichte Segmente, wie EIMER will, handelte, vielmehr geht hieraus unzweifelhaft hervor, dass eine spiralige Bildung vorliegt.

Befindet sich das Verbindungsstück in Kantenstellung, blickt man also auf die schmale Seite desselben (Fig. 4, 14), so erhält man nur

eine Reihe zierlicher, regelmäßiger, heller und dunkler Querstreifen: das Verbindungsstück erscheint mithin rein quergestreift. Die dunklen Querstreifen sind aber nicht, wie EIMER es darstellt, von einander getrennt, so dass sie isolirte Segmente darstellten.

Diese einfache Querstreifung des Verbindungsstückes bei Kantenstellung, sowie das eigenthümliche Aussehen der Spiralbildung bei Ansicht von der Fläche, wobei die beiden Reihen alternirender Stückchen auftreten, erklären sich durch die stark abgeplattete Gestalt des Verbindungsstückes. Es muss dabei natürlich auch die Spiralbildung abgeplattet sein, so dass die bei Flächenansicht zu beiden Seiten des Achsenfadens befindlichen Theile eine größere Ausbildung erhalten haben, als die vor und hinter dem Achsenfaden von einer Seite zur anderen ziehenden Abschnitte. Dadurch erhalten die seitlichen Theile der Spirale das Aussehen kleiner Stückchen. Bei ungefährrer Schätzung, so weit eine solche bei der Feinheit und der theilweisen Undeutlichkeit der Bildung möglich ist, scheinen mir am Verbindungsstück ca. 20 bis 24 Spiraltouren vorhanden zu sein. Übrigens macht es bisweilen den Eindruck, dass die Windungen an einzelnen Stellen etwas mehr ausgezogen sind (Fig. 2 bei  $\alpha$ ). Auch von der Ratte hat JENSEN (17, p. 383) Ähnliches angegeben.

Es ist aber nicht nur eine Spirale an dem Verbindungsstück vorhanden, sondern auch eine die Lücken derselben für gewöhnlich ausfüllende Zwischensubstanz. Denn es springen die Kanten der Spirale gewöhnlich nicht vor, sondern das Verbindungsstück erscheint glattrandig. Besonders deutlich wird dies bei Tinktion mit Anilinfarben, z. B. mit Gentianaviolett (Fig. 5, 6)<sup>1</sup>. Es färbt sich dann bei intensiver Tinktion das Verbindungsstück ganz gleichmäßig und zeigt eine geradlinige Begrenzung und scheinbar homogene Beschaffenheit; von der Spirale sind kaum noch Andeutungen wahrzunehmen. Dies tritt auch an solchen Spermatozoen ein, an welchen die Spiralbildung vorher sehr deutlich war, eine Erscheinung, auf welche ich bei Besprechung der Bewegung dieser Spermatozoen noch zurückkommen werde. Es muss hier also eine Zwischensubstanz vorhanden sein, welche sich mit Gentianaviolett eben so intensiv färbt, als die Spirale und dadurch die letztere verdeckt. Auch bei Behandlung mit Osmiumsäure, besonders mit nachfolgendem Glycerinzusatz werden die Brechungs differenzen beider Substanzen ziemlich ausgeglichen, so dass die Spirale sehr un-

<sup>1</sup> Auch in Deckglas-Trockenpräparaten, in welchen sich das Verbindungsstück Anfangs intensiv färbt, erscheint das letztere meist ganzrandig. Auch wenn die Präparate abblassen, bleiben die Kontouren geradlinig; die Spirale wird auch dann gewöhnlich nicht wieder sichtbar (Fig. 16, 21).



deutlich wird. Überhaupt ist die Osmiumsäure für die Untersuchung dieser Struktur wenig geeignet. Zusatz konzentrierter wässriger Sublimatlösung dagegen lässt die Lichtbrechungs differenzen noch schärfer und klarer hervortreten. Auch JENSEN (17) hebt dies für die Spermatozoen der Ratte hervor.

Dieses Verhalten beider Substanzen gegen die genannten Reagentien giebt zugleich eine Erklärung für die merkwürdige Erscheinung, dass in dem frischen Sperma Spermatozomen mit anscheinend homogenem Verbindungsstücke und solche mit sehr deutlicher Spirale neben einander angetroffen werden. An den Spermatozoen mit anscheinend homogenem Verbindungsstück haben eben beide Substanzen dasselbe Brechungsvermögen erhalten, so dass der betreffende Abschnitt der Geißel homogen erscheint. Dass auch an diesen Spermatozoen das Verbindungsstück in der That nicht homogen ist, dass ferner das homogene Aussehen auch nicht etwa dadurch hervorgerufen wird, dass die Spiraltouren so enge an einander gerückt sind, dass sie dem Auge nicht mehr abgrenzbar werden (wie JENSEN [17] es für manche Säugethiere annimmt), dafür werde ich alsbald noch Beweise beibringen. Ob es sich nun in den Spermatozoen mit deutlicher Spirale um einen geringen Grad gewissermaßen physiologisch gewordener unvollkommener Ausbildung handelt, ist möglich; jedenfalls ist dieselbe für die Bewegungsfähigkeit der Gebilde ohne jede Bedeutung, da sich die mit deutlicher Spirale versehenen Elemente eben so lebhaft bewegen, als die mit scheinbar homogenem Verbindungsstück. Auch vermag ich keinen Grund dafür anzugeben, dass das Zahlenverhältnis beider Formen individuell so auffällig variiert.

Neben diesen beiden Formen von Samenkörpern finden sich nun, was die Deutlichkeit der Spirale anbetrifft, alle möglichen Übergänge, so dass, wie oben erwähnt, das Aussehen des Verbindungsstückes ein sehr variables wird. Ich habe auf Taf. XIII versucht, in einigen genau nach dem Präparat angefertigten Abbildungen diese Verhältnisse zu veranschaulichen (Fig. 4 — 4, 7 — 10 von *Vesperugo noctula*; Fig. 13 bis 15, 18 — 20 von *Vesperugo pipistrellus*). Übrigens sind diese feinen Lichtbrechungs differenzen durch Zeichnung sehr schwer wiederzugeben; vielleicht gelingt dies durch Mikrophotographie, welche ich nicht in Anwendung ziehen konnte, besser.

Außer diesen Formen trifft man aber in dem Sperma, besonders solcher Männchen, welche gegen das Frühjahr hin untersucht werden, bei denen das Sperma also sehr lange im Nebenhoden verweilt hat, auch Samenkörper an, deren Verbindungsstücke deutliche Einkerbungen, ja bisweilen einen deutlichen Querzerfall zeigen. Die Erklärung

hierfür, sowie die Bestätigung der mitgetheilten Resultate giebt uns die Untersuchung des Uterusinhaltcs winterschlafender Fledermausweibchen.

Wie PAGENSTECHER, ED. VAN BENEDEN, BENECKE, EIMER UND FRIES gefunden haben und ich bestätigen kann (vgl. hierüber 24), fungirt bei diesen Chiropteren nach im Herbst stattgefundener Begattung der Uterus während des ganzen Winters als Receptaculum seminis. Die eigentliche Befruchtung findet erst im Frühling statt. Während der ganzen Zeit ist dieses Organ durch gelbliches Sperma enorm ausgedehnt, bis zur Größe einer Erbse und strotzend mit Samenkörpern angefüllt. Die letzteren bewahren ihre Beweglichkeit und Lebensfähigkeit bis fast zuletzt und werden erst im Frühling nach stattgehabter Befruchtung ausgestoßen.

Eine Untersuchung des Inhaltes des Uterus während des Winters bei zahlreichen Exemplaren ergab mir nun, dass innerhalb desselben allmählich an sehr vielen Spermatozoen eine Art spontaner Maceration eintritt, welche je weiter gegen das Frühjahr hin, je länger also die Samenkörper im Uterus verweilen, um so allgemeiner wird und schließlich den größten Theil der Gebilde ergreift. Zwar trifft man in der Zeit vom December bis Februar noch immer zahlreiche Elemente, welche dasselbe Aussehen zeigen, wie diejenigen aus dem Vas deferens von im Herbst untersuchten Männchen. Indessen nehmen dieselben gegen das Frühjahr hin sehr merklich an Zahl ab. Statt derer findet man Spermatosomen, welche eine Veränderung des Verbindungsstückes aufweisen, die darin besteht, dass sich Einkerbungen an demselben zeigen. Diese Einkerbungen besitzen Anfangs die Gestalt schmaler Spalten, welche zuerst nur spärlich, dann sehr zahlreich an den beiden Rändern des Verbindungsstückes sichtbar werden (Fig. 11, 12, 22). Auch an diesen Spalten und Einkerbungen ist nun meist sehr gut festzustellen, dass dieselben mehr oder weniger regelmäßig alterniren. Hierdurch wird nun oft, bisweilen fast auf der ganzen Strecke des Verbindungsstückes, eine regelmäßige Spiralbildung mit engen, den Achsenfaden umgebenden Windungen sehr deutlich; die Kanten dieser Spirale springen scharf hervor (Fig. 11, 12, 22). Am besten erkennt man dies, wenn das frisch durch Osmiumsäuredämpfe fixirte Sperma mit Gentianaviolett gefärbt und in Wasser untersucht wird. Auch an frisch mit Gentianaviolett tingirten Deckglas-Trockenpräparaten ist diese zierliche Spirale häufig scharf zu erkennen.

Diese Alteration des Verbindungsstückes ist nur dadurch zu erklären, dass die Zwischensubstanz zuerst der Maceration anheimfällt und aufgelöst wird; hierdurch wird die Spiralbildung isolirt. Diese

Veränderung ist zugleich der beste Beweis dafür, dass überhaupt eine Zwischensubstanz vorhanden ist, welche die Lücken zwischen der Spirale ausfüllt und die Kontouren glättet. Auch beweist der Umstand, dass gegen das Frühjahr hin die Spermatozoen mit anscheinend homogenem Verbindungsstück im Verhältnis zu denen mit zerfallenem an Zahl sehr zurücktreten und in dem Sperma kurz vor der Ausstoßung überhaupt recht selten geworden sind, dass auch die anscheinend homogenen Gebilde dieselbe Struktur besitzen.

Ich habe nun diese physiologische Maceration noch dadurch zu verstärken gesucht, dass ich im December getödtete Weibchen längere Zeit (zwei bis drei Wochen) in Wasser maceriren ließ; diese Methode ist mir ja auch für die Untersuchung der Samenkörper anderer Thiere sehr nützlich gewesen. Die mikroskopische Prüfung des Inhaltes des Uterus zeigte dann bei allen Spermatozoen einen Zerfall des Verbindungsstückes, so dass die Spirale sich meist sehr gut wahrnehmen ließ (Fig. 24, 25, 28, isolirte Verbindungsstücke, von denen Kopf und Hauptstück abgebrochen sind; nach einem mit Safranin gefärbten Deckglas-Trockenpräparat).

Viele der unter gewöhnlichen Verhältnissen untersuchten Spermatozoen aus dem Uterus zeigen nun nicht diese regelmäßigen Einkerbungen, sondern lassen einen mehr unregelmäßigen Zerfall der Hülle erkennen. Kleinere oder größere Partikelchen lösen sich ab, so dass die Kontouren oft sehr unregelmäßig ausgeschnitten, wie ausgebrochen oder ausgenagt erscheinen (Fig. 17). Auch treten häufig größere oder kleinere Lücken auf, in welchen dann der Achsenfaden frei zu Tage tritt. Diese Lücken können bisweilen recht zahlreich sein; dazwischen befinden sich dann kleinere noch erhaltene Stücke der Hülle. Hierdurch wird nun der Eindruck erzeugt, dass das Verbindungsstück aus an einander aufgereihten Stückchen, aus Segmenten besteht (Fig. 26, 27). In der That besteht es jetzt auch aus Segmenten; die Segmente sind bisweilen sogar so scharf und deutlich abgegrenzt, dass man eine Zusammensetzung auch des intakten Verbindungsstückes aus Quersegmenten nach diesem Befunde annehmen müsste, wenn man eben nicht durch genaue und eingehende Untersuchung auch die übrigen Erscheinungsformen des Verbindungsstückes geprüft hätte (Fig. 25, 27, 28).

Auffällig ist, dass diese getrennten Abschnitte häufig recht regelmäßig angeordnet sind (Fig. 27), wenn auch nicht so gleichmäßig und regelmäßig, wie EIMER (2) sie abbildet. Die größeren Segmente zeigen übrigens sehr oft kleine seitliche Einkerbungen, zum Beweise, dass dieselben Komplexe von Spiraltouren darstellen (Fig. 27).



Derartig zerstückelte Spermatozomen trifft man nun nicht zu selten schon im Sperma des Vas deferens mancher Männchen an, besonders gegen das Ende des Winterschlafes; es vollzieht sich hier mithin bisweilen dieselbe Maceration im Vas deferens, welche im Uterus regelmäßig eintritt. Solche Elemente hat EIMER<sup>1</sup> (2) jedenfalls vor sich gehabt und ist es gewiss leicht verständlich, dass dieser Forscher nach einem derartigen Befund eine segmentäre Struktur des Verbindungsstückes annahm.

Diese Neigung des Verbindungsstückes, so leicht der Quere nach zu zerfallen, ist merkwürdig, wird mir aber leicht erklärlich durch die bröckelige Beschaffenheit der Hülle des Verbindungsstückes bei völlig ausgereiften Spermatozomen: die zuerst sich auflösende und abbröckelnde Zwischensubstanz wird oft auch Stückchen von der Spirale mit fortnehmen müssen. Daher kommt es auch, dass an dem ausgebildeten Spermatozom die Spiralbildung sich niemals mehr in Gestalt eines isolirten Fadens, wenn auch nur auf kleinste Strecken, ablöst. Sehr wesentlich unterstützt wird diese Neigung durch die stark abgeplattete Gestalt der Spirale, so dass, wie wir gesehen haben, die Seitentheile derselben stärker ausgebildet sind. In Folge dieser beiden Faktoren tritt die Erscheinung des Querzerfalles gerade bei den Fledermaus-Spermatozoen so sehr hervor. Wir werden dasselbe Verhalten, wenn auch weniger ausgeprägt, auch an den Samenkörpern der anderen Säugethiere kennen lernen. Ich erinnere ferner daran, dass ich an der Spiralbildung des Verbindungsstückes mancher Vögel (25, p. 442) ganz dasselbe beobachtete.

Aus dem Geschilderten geht also hervor, dass die Hülle im Verbindungsstück bei den genannten Chiropteren aus einer abgeplatteten, den Achsenfaden in engen regelmäßigen Windungen umgebenden Spiralbildung besteht, deren Lücken von einer Zwischensubstanz ausgefüllt werden. Diese Struktur kommt jedem ausgebildeten Spermatozom zu. Die Wichtigkeit dieses Resultates und die Subtilität dieser Struktur mögen die Ausführlichkeit der Darstellung und Begründung entschuldigen und rechtfertigen!

In dem Vorhergehenden wurde eine feine Linie erwähnt, welche auch an dem frischen, ganz intakten Spermatozom in der Achse des

<sup>1</sup> EIMER erwähnt nicht (2), ob er den Inhalt des Vas deferens oder des Uterus der Fledermäuse untersucht hat. Da er aber seine biologische Beobachtung über die Funktion des Uterus bei winterschlafenden Fledermausweibchen mehrere Jahre später veröffentlichte, ist wohl anzunehmen, dass er nur Männchen untersuchte.

Verbindungsstückes sehr deutlich sichtbar ist. Noch deutlicher wird dieselbe oft an schwach mit Genvianaviolett gefärbten Präparaten und in Deckglas-Trockenpräparaten, wenn die Färbung der Hülle etwas verblasst ist: sie tritt dann als intensiv gefärbter, feiner, centraler Strich hervor (Fig. 6, 16, 21).

EIMER (2) hat diese Linie bei den Fledermäusen zuerst gesehen und sehr richtig als Faden gedeutet. Durch die Untersuchungen A. v. BRUNN'S (22) wurde dieser »Achsenfaden« dann auch bei anderen Wirbelthieren nachgewiesen. Die Bestätigung, dass diese Linie bei den Fledermäusen einem axial gelegenen Faden entspricht, gaben mir die im Uterus macerirten Spermatozoen, an welchen zwischen den Stücken, in welche die Hülle des Verbindungsstückes oft zerfällt, regelmäßig ein feiner Faden sichtbar wird (Fig. 26, 27 Af).

Der Achsenfaden lässt sich nun auch an dem völlig unversehrten Spermatozom bis über das vordere quer abgeschnittene Ende des Verbindungsstückes hinaus verfolgen. Das vordere Ende des Verbindungsstückes stößt nämlich nicht unmittelbar an den hinteren Kopfrand, sondern ist von demselben durch einen breiten, auch bei schwacher Vergrößerung sehr deutlichen Zwischenraum getrennt (Fig. 4—21). Bei *Vesperugo noctula* beträgt die Länge dieses Zwischenraumes meist 0,0009 mm. Bei Kantenstellung des Kopfes ist derselbe kürzer und nicht so deutlich, weil die Kanten des Kopfes ein wenig vorspringen (Fig. 4, 14).

EIMER sagt hierüber (2, p. 94, 95): »Kopf und Mittelstück der Samen-fäden gehen nicht unmittelbar und in ihrer ganzen Breite in einander über; beide sind vielmehr nur in der Mitte durch einen unendlich feinen Faden verbunden, im Übrigen aber durch einen zuweilen messbar großen Zwischenraum von einander getrennt.

Jenen verbindenden Faden will ich fortan als Hals bezeichnen.

Der Hals ist ungleich deutlich an den Samen-fäden verschiedener Arten von Fledermäusen, sowie an verschiedenen Fäden eines und desselben Individuums. Am schärfsten ausgesprochen traf ich ihn bei *Vesperugo noctula*. Er maß hier 0,0007 mm an Länge. Bei *Synotus barbastellus* war er in seltenen Fällen gleichfalls sehr schön zu sehen, bei *Plecotus auritus* dagegen meist auch mit den stärksten Vergrößerungen nicht zu erkennen, — überall aber ist der Zwischenraum zwischen Kopf und Hals deutlich.«

Diesen Ausführungen EIMER'S kann ich durchaus beipflichten, nicht aber der folgenden Mittheilung dieses Autors. Indem EIMER die centrale Linie im Verbindungsstück erwähnt, fährt er nämlich fort (2, p. 95):

»Es würde wohl vorläufig unmöglich sein, zu entscheiden, welcher Natur diese Linie ist, wenn nicht die folgende Thatsache mit aller Bestimmtheit für eine gewisse Deutung derselben spräche.

Es findet sich nämlich dieselbe Linie zuweilen auch in den Kopf hinein, bis gegen dessen vorderes Ende hin durch den Hals fortgesetzt, und es ist somit der Hals nichts Anderes als ein freiliegendes Stück eines Centralfadens, welcher Kopf und Mittelstück des Spermatozoon der Länge nach durchzieht. Zuweilen (Synotus) erscheint übrigens der im Kopfe gelegene Theil dieses Centralfadens um etwas dicker als dessen Rest, was jedoch vielleicht nur die Folge optischer Verhältnisse ist.«

Diese Beobachtung EMER's ist nur in so fern richtig, als der feine Faden im »Halse« die Fortsetzung des Achsenfadens ist; es kann daher dieser kleine völlig frei liegende Abschnitt als »Halsstück« des Achsenfadens bezeichnet werden. Der Zusammenhang dieses Abschnittes mit dem Achsenfaden wird oft sehr deutlich an etwas entfärbten Deckglas-Trockenpräparaten, in welchen sich die dunkle, scharf hervortretende axiale Linie kontinuierlich in das Halsstück fortsetzt (Fig. 16, 21). Nicht aber erstreckt sich der Achsenfaden noch weiter in den Kopf hinein. Man überzeugt sich hiervon leicht an Spermatozoen, von denen der Kopf abgefallen ist, wie sie im Inhalte des Uterus häufig angetroffen werden. Man sieht dann, dass aus dem vorderen quer abgeschnittenen Ende des Verbindungsstückes stiftartig ein kurzes Stück (*Hls*) des nackten Achsenfadens hervorragt, welches dieselbe Länge, wie das Halsstück besitzt (Taf. XIII, Fig. 12, 22; Taf. XIV, Fig. 36 *Hls*). An dem freien vorderen Ende desselben befindet sich ein dunkler, stark lichtbrechender Endknopf (Fig. 12, 22, 24—28; Taf. XIV, Fig. 36 *Ek*). Besonders bei Färbung mit Gentiana- oder Dahliaviolett erkennt man, dass diese endständige Verdickung etwas breiter als der Achsenfaden und ein wenig unregelmäßig ist. Nach längerer Maceration erscheint der Endknopf, wenn der Faden sich der Deckglasfläche dicht angelegt hat, wie aus zwei Seitentheilen zusammengesetzt, so dass man den Eindruck gewinnt, dass zwei Endknöpfchen vorhanden sind (Fig. 23 *Ek*, *Hls*). Diese Verdickungen färben sich, wie der Endknopf bei anderen Wirbelthieren, mit Anilinfarben sehr leicht und intensiv; ich habe dieselben an kopflosen Geißeln niemals vermisst. An dem unversehrten frischen Spermatosom erkennt man den Endknopf gewöhnlich nicht, er wird von dem stark lichtbrechenden hinteren Rande des Kopfes meist verdeckt. An Spermatozoen dagegen, welche durch Osmiumsäuredämpfe fixirt waren, und längere Zeit in verdünntem Glycerin gelegen hatten, habe ich ihn in situ dicht am stark aufgehellten Kopfe



in dem kleinen Einschnitte am hinteren Rande desselben oft deutlich gesehen. Er war hier von der Substanz des Kopfes durch einen sehr schmalen hellen, meist gut wahrnehmbaren Zwischenraum getrennt, welcher jedenfalls der optische Ausdruck einer Kittsubstanz ist. Innerhalb des Kopfes nun habe ich niemals eine Andeutung des Achsenfadens, weder an dem frischen noch an dem gefärbten Präparate entdecken können, und muss ich auf das Bestimmteste behaupten, dass derselbe sich, wie bei den übrigen Säugethieren, nicht in den Kopf hinein erstreckt. Der dunkle Längsstrich, welchen EIMER für den Achsenfaden angesehen hat, ist der optische Ausdruck der konvexen Oberfläche des Kopfes. Stellt man den letzteren ganz oberflächlich ein, so erscheint zuerst eine verschwommene dunkle Längslinie, welche sich bei Senkung des Tubus verbreitert und allmählich in die Ränder des Kopfes übergeht (Fig. 13, 18, 20). Hiermit steht die Bemerkung EIMER's im Einklang, dass »der im Kopfe gelegene Theil des Centralfadens etwas dicker als dessen Rest erscheint«.

Auch findet sich an den isolirten Köpfen, welche in dem Sperma aus dem Uterus sehr häufig angetroffen werden, niemals ein Bruchstück des Achsenfadens anhaftend vor, stets hat sich die Geißel mit ihrem Endknopf vom Kopfe abgelöst.

Auf dieses »Halsstück« des Achsenfadens und dessen Anheftung bei den Chiropteren werde ich mich später noch zu beziehen haben.

Auch das hintere Ende des Verbindungsstückes ist quer abgeschnitten und setzt sich mit seinem Hüllentheile nicht kontinuierlich in das Hauptstück fort. Bei genauer Einstellung dieser Grenze mit stärkster Vergrößerung erkennt man bei *Vesperugo noctula* einen sehr schmalen hellen Querspalt, welcher beide Abschnitte von einander trennt (Fig. 4—20 Sp). An intensiv gefärbten Geißeln verwischt sich allerdings dieser Einschnitt, weil er durch die stark gefärbten Nachbartheile verdeckt wird. Bei Sublimatzusatz zu dem ungefärbten Präparat wird er dagegen um so deutlicher.

EIMER sagt hierüber (2, p. 93, 96): »In einzelnen Fällen (dann und wann bei *Vesperugo noctula*) sah ich an der Übergangsstelle zwischen Mittelstück und Schwanz gleichfalls einen Abschnitt des Centralfadens frei liegen: nachdem das Mittelstück plötzlich aufgehört hatte, setzte sich der Centralfaden isolirt eine kleine Strecke weit fort, um sich dann mit dem Schwanze zu verbinden.

Für die Deutlichkeit des Centralfadens gilt selbstverständlich dasselbe, was ich in dieser Beziehung vom Halse erwähnt habe. Sehr häufig ist er gar nicht zu erkennen, oft nur mit Hilfe der schiefen Beleuchtung.«

Wenn nun auch der Achsenfaden an dem unversehrten Spermato-  
som in diesem Einschnitt nicht gerade sehr deutlich zu erkennen ist,  
so glaube ich doch, dass derselbe in dieser Spalte ganz frei liegt. Ich  
schließe es auch daraus, dass die Geißel sehr leicht in Folge der Mace-  
ration gerade an dieser Stelle zerbricht. In dem stark macerirten In-  
halte des Uterus im Frühling trifft man daher sehr viele Stücke, welche  
nur aus dem Verbindungsstücke mit dem Kopfe bestehen; der hintere  
Theil der Geißel ist genau an der Grenze abgebrochen. Bisweilen sieht  
dann noch ein kleinstes Stück des Achsenfadens am hinteren Ende des  
Verbindungsstückes hervor (Fig. 24 Af). Auch völlig isolirte, vom Kopfe  
befreite Verbindungsstücke, deren Hülle zerstückelt ist, mit noch wohl-  
erhaltenem Halsstück und Endknopf sind dann sehr häufig (Fig. 24—28).

Das Hauptstück der Geißel besteht bei *Vesperugo noctula*  
aus einem Achsenfaden und einer denselben umgebenden Hülle; ein  
Endstück hebt sich nur sehr wenig vom Hauptstücke ab. Im vorderen  
Theile des Hauptstückes ist die Hülle relativ dick, kommt fast der Breite  
des hinteren Endes des Verbindungsstückes gleich und scheint gleich-  
falls ein wenig abgeplattet zu sein. Nach hinten hin verliert sie an  
Ausbildung, so dass bald Verjüngung des Fadens eintritt. Diese Hülle  
ist nun gleichfalls nicht homogen, sondern lässt schon an dem frischen  
Spermato- som bei geeigneter Vergrößerung an den meisten Exemplaren  
eine Querstreifung erkennen (Fig. 4—20). Die abwechselnd hellen und  
dunklen, ziemlich gleich breiten Stellen sind aber schon so zart, dass  
die Entscheidung, ob es sich hier um eine Spiralbildung handelt, am  
frischen Objekt unmöglich wird. Diese Zeichnung ist nur an dem vor-  
deren dicken Theile erkennbar, nach hinten hin verschwindet sie bald.  
An solchen Spermato- somen, welche im Uterus längere Zeit macerirt  
hatten und mit Anilinfarben tingirt wurden, habe ich nun häufig ge-  
sehen, dass zuerst an dem vorderen Theile eine Einkerbung und eine  
Art Querzerfall auftrat, der sich dann oft weiter nach hinten hin er-  
streckte. Bisweilen ließ sich, wenn auch nur im vordersten Theile, eine  
ziemlich deutliche Spiralbildung erkennen, deren alternirende Kanten  
am Rande vorsprangen. Mehrmals erschien sogar das ganze Hauptstück  
bis in die Nähe des hinteren Endes wie in kleine Abschnitte zerfallen  
(Fig. 22 und Taf. XIV, Fig. 36). Ich halte es daher für durchaus wahr-  
scheinlich, dass die Hülle des Hauptstückes eine ähnliche Struktur  
besitzt, wie die des Verbindungsstückes. Jedenfalls ist auch im Haupt-  
stücke die Hülle in ganzer Ausdehnung nicht homogen.

Über den Kopf dieser Spermato- somen ist wenig auszusagen.  
Derselbe ist länglich viereckig und abgeplattet. Von der Mitte ab wird  
die Abplattung nach vorn hin stärker, so dass der vordere Rand sich

allmählich zuschärft (Fig. 1—21). Auch nach den beiden Seitenrändern hin findet eine geringe Zuschärfung statt, so dass die beiden Oberflächen des Kopfes von der einen zur anderen Seite konvex sind. Der etwas verdickte hintere Rand zeigt eine kleine Einkerbung, oder besser, eine grubchenartige Aushöhlung, welche von den etwas vorspringenden Ecken ein wenig überragt wird; in diese Vertiefung legt sich das Endknöpfchen des Achsenfadens hinein und wird hier, wie oben geschildert, durch geringe Kittsubstanz befestigt.

Der nicht zugeschärfte und daher dickere hintere Rand ist stärker lichtbrechend und erscheint dunkel, so dass EIMER (2, p. 96) denselben (bei *Plecotus auritus*) als »unteres dunkles Band« bezeichnet hat. Auch berichtet dieser Forscher außerdem noch, dass er an den unteren zwei Dritttheilen des Kopfes der Spermatozomen von *Synotus barbastellus* und an dessen unterer Hälfte bei *Plecotus auritus* in der Flächenansicht zuweilen eine Eintheilung in über einander gelegene hellere und dunklere Bänder sah, ähnlich denjenigen, welche von VALENTIN, HARTNACK, GROHE u. A. bei verschiedenen Säugethieren abgebildet und beschrieben sind. Auch mir schien es bisweilen, als ob dunklere breite Querschatten am unteren Theile des Kopfes sichtbar würden, indessen waren dieselben zu undeutlich, um Bestimmtes darüber aussagen zu können. Bei Untersuchung des frischen Materiales in Wasser erschien mehrmals bei Flächenansicht des Kopfes die periphere Zone desselben vorn und an den beiden Seiten als breiter dunkler Saum von einem schmalen hellen Inneren abgesetzt, so dass es den Eindruck machte, als bestehe hier eine Rindensubstanz und eine Innenmasse; die letztere war nach hinten hin nicht abgeschlossen.

Weitere Einzelheiten konnte ich im Kopf nicht erkennen; indessen muss ich hervorheben, dass derselbe bei *Vesperugo noctula* und *pipistrellus* seiner Kleinheit wegen ein sehr wenig günstiges Objekt bildet.

In Betreff der Bewegung dieser Samenkörper kann ich hier noch eine Beobachtung mittheilen, welche für die Entscheidung der Frage, an welchen Bestandtheil des Spermatozoms bei den Säugethieren die Kontraktilität desselben gebunden ist, von größter Bedeutung ist.

Die Spermatozomen von *Vesperugo* bewahren sowohl im Vas deferens als auch im Uterus bis gegen das Frühjahr hin die Fähigkeit, sich auf das lebhafteste zu bewegen. Nur kurz bevor die Ausstoßung des sehr eingedickten Spermas aus dem Uterus im Frühling erfolgt, zeigen nur noch wenige eine Bewegung, schon aus dem Grunde, weil die meisten zerfallen sind. Dass es für die Bewegungsfähigkeit vollständig gleichgültig ist, ob die Spermatozomen homogen oder sehr deutlich querstreifig erscheinen, wurde oben schon betont. In dem mit physio-



logischer Kochsalzlösung verdünnten Sperma habe ich häufig gesehen, dass die Samenkörper sich in kurzer Zeit in weiche entgegenstehende Massen, wie z. B. Detritus, Haufen weißer Blutkörperchen etc. senkrecht tief einbohrten, so dass nur die hinteren Abschnitte der parallel dicht neben einander liegenden Geißeln hervorragten und lebhaft hin- und herschlugen; man gewann dann den Eindruck, als ob hier lange Cilien eines Flimmerepithels in Bewegung wären. Bei den sich frei bewegenden Spermatozomen machte es, wie auch bei anderen Säugethieren, auf mich den Eindruck, als ob die Geißel, worauf A. v. BRENN (22) zuerst aufmerksam gemacht hat, nur in einer Ebene schlägt, so dass die Bewegung derjenigen eines Flimmerhaares gleicht; sehr häufig sah ich auch, besonders bei den Fledermäusen, bei etwas verlangsamter Bewegung, die Spermatozoen sich in Kreisen oder flachen Spiralen fortbewegen.

Aus dem oben Mitgetheilten (p. 224) geht auch die Erklärung einer Beobachtung EIMER's (2, p. 107) hervor, welche sonst völlig räthselhaft bleiben müsste. EIMER sagt nämlich: »Eine Beobachtung machte ich noch, welche spätere Untersucher in Beziehung auf die letzterwähnte Thatsache (Ungleichheit der Deutlichkeit der Querzeichnung) berücksichtigen möchten, und welche überhaupt für die Auffassung der Gliederung von Wichtigkeit ist, dass nämlich diese in schlechten Zusatzflüssigkeiten, welche zugleich die Bewegung aufheben (so z. B. beim Versuch einer Karmin- oder Anilinfärbung), verschwand, und der gewöhnlich beschriebenen homogenen Beschaffenheit des Mittelstückes Platz machte, während sie an den absolut frischen, sich lebhaft bewegenden Spermatozoen hervorragend deutlich war.« Wie oben von mir ausgeführt ist, werden eben durch Zusatz von Farbstoffen die Brechungsdifferenzen zwischen Spiralbildung und Zwischensubstanz aufgehoben, so dass das Verbindungsstück gleichmäßig gefärbt erscheint und wie homogen aussieht. Setzt man dagegen andere »schlechte Zusatzflüssigkeiten, welche zugleich die Bewegung aufheben«, hinzu, welche aber nicht die Eigenschaft besitzen, die Brechungsdifferenzen zu beseitigen, wie z. B. Sublimat, so bleibt die Querzeichnung der sofort absterbenden Elemente erhalten, wird sogar noch deutlicher. Mit der Bewegung an sich und der Bewegungsfähigkeit der Spermatozomen hat diese Erscheinung durchaus nichts zu schaffen.

Wie oft bei vielen anderen Säugethieren, z. B. dem Schaf, Hund, Stier u. a., machte ich auch bei den Fledermäusen häufig die Beobachtung, dass Geißeln, von welchen der Kopf abgefallen war, sich längere Zeit noch auf das lebhafteste, wenn auch unregelmäßig, be-

wegten. Hierdurch wurde ja schon von früheren Beobachtern festgestellt, dass nur der Geißel die aktive Bewegung innewohnt und der Kopf an sich für die Kontraktilität des Spermatosoms bedeutungslos ist.

Die Beobachtung nun, welcher ich eine große Bedeutung beilegen muss, ist folgende.

Ich sah nämlich an Spermatozomen von *Vesperugo*, welche dem Absterben nahe waren, dass das vordere Ende des Verbindungsstückes sich dann langsam und mühsam, gewissermaßen krampfhaft, hakenartig umbog. Hatte die Umbiegung ihren höchsten Grad erreicht, so verharrte das Verbindungsstück kurze Zeit auf diesem Höhepunkt der Kontraktion, um dann etwas schneller sich wieder zu strecken. Diese krampfartigen Kontraktionen konnten sich mit Zwischenpausen einige Male wiederholen, bevor definitive Ruhe eintrat. Verweilte nun die Geißel im Zustande dieser äußersten Kontraktion, dann sah ich wiederholt sehr deutlich, dass der Kopf sich im Halse dabei nach der Seite bog, nach welcher die Umbiegung stattfand, so dass die eine Kopfkante sich auf den Rand des abgestutzten Endes der Hülle des Verbindungsstückes aufstemmte. Hierdurch wurde der halsartige Spaltraum auf dieser Seite ganz eingeengt, während er auf der entgegengesetzten weit klappte. Diese Erscheinung ist nur dadurch möglich und dadurch zu erklären, dass sich der im Halse befindliche hüllenlose Abschnitt des Achsenfadens mit kontrahirt. Denn nimmt man an, dass der Achsenfaden nicht kontraktile ist, vielmehr nur als innere Stütze der Geißel fungirt, dass dagegen der Hülle die Kontraktilität innewohnt, so könnte die von mir beobachtete Erscheinung nicht eintreten, es müsste der Hals bei einfacher Umbiegung des Verbindungsstückes zu beiden Seiten des Achsenfadens gleich breit bleiben. Hiermit steht jedenfalls auch die Beobachtung im Zusammenhang, welche man an frischen, bereits abgestorbenen Spermatozomen von *Vesperugo noctula* häufig machen kann, dass nämlich der Kopf im Halse seitlich umgebogen ist, und diese Umbiegung vorläufig noch einige Zeit bewahrt, auch wenn das Spermatosom passiv durch einen Flüssigkeitsstrom bewegt und herumgerollt wird; dieselbe gleicht sich erst wieder aus, wenn postmortale Erschlaffung eingetreten ist.

Es ist durch diese Beobachtung mithin die Kontraktilität des von der Hülle freien Abschnittes des Achsenfadens und damit wohl des ganzen Achsenfadens bewiesen.

Wenn man hiermit nun die Thatsache in Beziehung bringt, dass die Ausbildung der Hülle bei den Säugethiern so außerordentlich variiert, während der Achsenfaden im Verhältnis zu der Größe des Sperma-

tosoms stets gleichmäßig und ganz charakteristisch entwickelt ist, so geht hieraus wohl mit größter Wahrscheinlichkeit hervor, dass nur der Achsenfaden derjenige Theil des Spermatozoms sein kann, welcher als Träger der sich so auffällig äußernden Kontraktilität der Säugethier-spermatozomen aufgefasst werden muss.

Übrigens sei hier noch bemerkt, dass nicht nur das Verbindungsstück, sondern auch der übrige ganze Theil der Geißel kontraktile ist. —

---

Die Spermatozoen der anderen von mir untersuchten Chiropteren (*Plecotus auritus*, *Vespertilio murinus*) gleichen im Allgemeinen denen von *Vesperugo noctula* und *Pipistrellus*, nur ist der Hals und vor Allem die Struktur der Hülle sehr viel weniger deutlich; von der letzteren erkennt man im günstigsten Falle nur eine zarte Querstreifung. Hier-von sehr abweichend gestaltet sind hingegen die Spermatozomen von *Rhinolophus ferrum equinum*, deren Bau ich weiter unten noch schildern werde.

---

Mit diesen bei den Chiropteren erhaltenen Befunden habe ich nun den Bau der Elemente der anderen Säugethiere verglichen und gefunden, dass der feinere Bau derselben im Wesentlichen überall der gleiche ist. Ausgegangen bin auch ich hier von der Untersuchung der Ratte, deren Spermatozomen ihrer Größe wegen besonders geeignet sind.

Was zunächst das

### Verbindungsstück

betrifft, so ist ja bekannt, dass dasselbe an den dem Vas deferens entnommenen ausgereiften Samenelementen homogen erscheint, während es an den noch nicht ganz ausgebildeten Spermatozoen aus dem Hoden eine meist sehr deutliche Querstreifung oder Querriffelung erkennen lässt.

Über das Aussehen und die Bedeutung dieser Querstreifung berichtet JENSEN nun folgendermaßen (17, p. 384): »Am Verbindungsstücke der Samenkörper, welche den Hoden entnommen und sich in dem der fertigen Form unmittelbar vorangehenden Stadium befinden, bemerkt man oft an ganz frischen Zerzupfungspräparaten in 0,6 %iger Kochsalzlösung, aber auch ohne irgend welche Zusatzflüssigkeit, eine ähnliche regelmäßige Querstreifung wie die, welche LEYDIG (13) und A. v. BRUNN (22) an den Samenkörpern der Maus beobachtet haben. Die zahlreichen, stark lichtbrechenden, prominirenden Streifen, die sich in der ganzen Länge des Verbindungsstückes finden, sind durch kurze Zwischenräume von einander getrennt; am hinteren Theil des



Verbindungsstückes wird der Abstand der Streifen von einander gewöhnlich nach und nach etwas größer.«

(p. 382) »Sehr häufig sind sämmtliche Streifen schräg gestellt. Betrachtet man nun die Streifen zuerst bei höherer Einstellung auf der oberen Seite des horizontal liegenden Verbindungsstückes und schraubt dann den Tubus herab, so sieht man sie oft deutlich auch auf der unteren Seite desselben und nimmt wahr, dass alle Streifen hier konstant die entgegengesetzte Richtung der oberen haben und mit denselben alterniren. Schon durch diese Beobachtung, die mit gutem Licht und guten Immersionssystemen nicht schwierig ist, überzeugt man sich bald davon, dass die vielen Streifen nicht in sich geschlossene Ringe, sondern Windungen eines einzigen langen Streifens sind, der in zahlreichen Spiraltouren den übrigen Theil des Verbindungsstückes (den Achsenfaden) umgiebt.«

Von der Richtigkeit dieser Beobachtungen JENSEN's und von der Korrektheit seiner Abbildungen (17, Taf. XXII), welche diese Spirale darstellen, habe ich mich mehrfach überzeugt. Auch die Beobachtung JENSEN's fand ich bestätigt, dass die Deutlichkeit dieser Bildung individuell sehr differirt: man trifft häufig Individuen, an deren dem Hoden entnommenen Samenkörpern die Querstreifung wenig scharf hervortritt, ja es kann der Fall eintreten, dass die meisten Spermatozoen kaum eine Andeutung davon zeigen. Im Allgemeinen sind indessen die Querstreifen gerade bei der Ratte besonders schön zu sehen. Es findet sich hier mithin ein ähnliches Verhalten, wie ich es oben bei den Chiropteren von den völlig ausgereiften Spermatozoen angegeben habe.

Sollte nun aber diese Querriffelung trotzdem zu zart erscheinen, um über die Bedeutung derselben ein sicheres Urtheil fällen zu können, so kann ich angelegentlich ein Verfahren empfehlen, welches JENSEN zur Darstellung der Spirale angewandt hat und folgendermaßen schildert (17, p. 383):

»Indem ich mich einer Beobachtung von SCHWEIGGER-SEIDEL (21, p. 317) über die Einwirkung verdünnten Glycerins auf die Samenkörper des Finken erinnerte, setzte ich nun den frischen Samenkörpern (aus dem Hoden) der Ratte dieses Reagens zu. Ich verwendete eine Mischung von einem Theil Glyc. pur. und fünf Theilen Aqua destillata. Der Spiralstreifen löste sich bei sehr vielen Samenkörpern in Form eines feinen Fadens, des Spiralfadens, von dem übrigen Theil des Verbindungsstückes ab, welcher von dem geradlinigen Centralfaden, oder besser dem Achsenfaden (A. v. BRUNN), gebildet ist. Derselbe Effekt tritt sogleich bloß durch Zusatz von Aqua destillata ein. Die Ablösung findet bei allen Samenkörpern und auf langen Strecken statt.

Nach Verlauf einiger Minuten sieht man sie noch besser. Ösen sind nicht häufig. Auch in solchen individuellen Fällen, wo das Verbindungsstück in frischem Zustand bei den meisten Samenkörpern homogen oder fast homogen zu sein schien, löste sich der Spiralfaden ab und war ganz deutlich zu erkennen. Aqua destillata ist in der That ein ausgezeichnetes Mittel, wenn es sich darum handelt, eine Ablösung hervorzubringen. Nach einer Reihe von erfolglosen Versuchen mit mehr complicirten Methoden kann ich sagen, dass wohl schwierig ein besseres Mittel zu finden sein möchte.«

Nach dem Vorgange von JENSEN habe auch ich dieses Verfahren sogleich in Anwendung gezogen; ich war überrascht durch die Deutlichkeit, mit welcher bei Wasserzusatz das fadenartige Gebilde mit seinen Spiraltouren hervortritt. Nur muss man die Vorsicht gebrauchen, die Präparate sogleich nach dem Wasserzusatz zu untersuchen. Die Spiralbildung quillt sodann, wie mir scheint, auf und hebt sich dadurch von dem Achsenfaden ab. Hierbei kommen häufig unregelmäßigere Ablösungen vor, so dass die Spirale sich streckenweise in vereinzelt Touren weiter von dem Achsenfaden entfernt (cf. JENSEN, 47, Taf. XXII, Fig. 5). Diese Erscheinung erinnert außerordentlich an Bilder, welche ich an den Singvögelspermatozoen, welche dem Hoden entnommen waren und einige Zeit in 0,75 %iger Kochsalzlösung gelegen hatten, erhalten und auf Taf. XIV (Fig. 25) und Taf. XV (Fig. 26, 29, 30, 32) meiner früheren Arbeit (25) dargestellt habe. Nur ist die Spirale hier viel resistenter, dicker und daher deutlicher als die zarte, feine und in engen Touren verlaufende Spiralbildung am Verbindungsstück der Ratte.

Wirkt das Wasser einige Zeit ein, so werden die Kontouren der vom Achsenfaden abgehobenen Spirale sehr zart und undeutlich; die Bildung scheint sich zum Theil aufzulösen, zum Theil fließen benachbarte Windungen zusammen, so dass man öfters an einer Seite des Achsenfadens undeutliche streifenförmige Massen erhält. Hierdurch erklären sich die Bilder, welche JENSEN (47) p. 384 und 385 beschreibt und auf Taf. XXII, Fig. 6 abbildet.

Während nun in dieser Weise an den unreifen Elementen aus dem Hoden die Spiralbildung deutlich erkannt und leicht nachgewiesen werden kann, erscheinen die reifen Elemente aus dem Nebenhoden der Ratte völlig homogen und ist es nicht möglich, durch Zusatz von Reagentien die Spirale wieder sichtbar zu machen. Alle Zusatzflüssigkeiten, auch diejenigen, welche an den Samenelementen aus dem Hoden die Spirale stets deutlich machen, sind für das reife Spermatosom, selbst nach wochenlanger Einwirkung, völlig wirkungslos und lassen nicht einmal eine Andeutung einer Querstreifung hervortreten. Nur mittels

Zusatz 1%iger Goldchloridlösung und durch Anwendung von 2—3%iger Lösung von Sublimat gelang es JENSEN, bei einzelnen Samenkörpern aus Epididymis und Vas deferens die Windungen auf kürzere Strecken hin zu erkennen. Mit Recht hebt nun JENSEN hervor, dass trotz dieses homogenen Aussehens die Spiralbildung doch in dem ausgebildeten Spermatosom nicht eingegangen ist, sondern als solche noch fortbesteht, obwohl es ihm nicht gelungen ist, dieselbe wieder allgemein sichtbar zu machen und Beweise beizubringen. Der Erklärung indessen, welche JENSEN für diese eigenthümliche Veränderung des Verbindungsstückes giebt, kann ich nicht ganz beistimmen. JENSEN sagt hierüber nämlich (17, p. 394):

»Bei der vollständigen Ausbildung der Samenkörper werden die Windungen des Spiralfadens noch zahlreicher und rücken in Folge dessen dichter zusammen. Allmählich schließen sich auf diese Weise die Windungen sehr nahe an einander und können nur bei sehr gutem Licht und den stärksten Immersionssystemen entdeckt werden. Die Windungen scheinen nun immer eine ganz transversale Stellung zu haben, was ja ganz natürlich ist. Schließlich liegen sie so dicht zusammen, dass sie nicht mehr von einander zu unterscheiden sind: das Verbindungsstück sieht in frischem Zustand völlig homogen aus. Dieser Process vollzieht sich nun nicht am ganzen Verbindungsstück gleichzeitig. Zuerst nimmt der vordere Theil des Verbindungsstückes ein homogenes Aussehen an; sehr allgemein scheinen die Windungen hier bereits von Anfang an auf kürzerer oder längerer Strecke sehr dicht an einander zu liegen, so dass das Verbindungsstück fast oder ganz homogen aussieht. Im folgenden Theil des Verbindungsstückes sind sie allerdings näher zusammengedrückt, können aber doch von einander unterschieden werden, und zwar um so deutlicher, je weiter sie nach hinten liegen. Darauf kommt dann das homogene Aussehen immer weiter nach hinten zur Geltung, bis das ganze Verbindungsstück schließlich homogen erscheint. Das letztere trifft man bei vielen Samenkörpern schon in dem Hoden und in Epididymis und Vas deferens ist dies bei allen Samenkörpern der Fall.«

Und weiter unten (p. 395): »Hat man sich erst einmal von der Vermehrung der Anzahl der Querstreifen und dem dichteren Zusammenliegen derselben überzeugt, und zieht man zugleich die starke Lichtbrechung der Windungen mit in Betracht, so wird man wohl nicht so leicht eine Verschmelzung annehmen. In Folge ihres starken Reflexes würden die dicht an einander liegenden Windungen fürs Auge ganz zusammenfließen, auch wenn sie nicht mit einander verschmolzen wären.«



Wenn auch der Verlauf der Erscheinung, das allmähliche Unsichtbarwerden der Querstreifen von vorn nach hinten hin von JENSEN richtig beschrieben wird, so ist doch der dafür angeführte Grund nicht ganz zutreffend. Allerdings macht man die Beobachtung, dass die Spiralwindungen am Verbindungsstück der Ratte bei zunehmender Reife feiner werden und enger zusammenrücken. Ein ganz ähnliches Verhalten konnte ich ja auch an den reifenden Spermatozomen der Singvögel (25) feststellen. Indessen rücken die einzelnen Windungen bei den Säugethieren nicht so enge zusammen, dass sie unmittelbar an einander liegen und hierdurch allein das homogene Aussehen der reifen Elemente bedingt würde. Dies beweist folgende Thatsache.

Da es mir nicht gelingen wollte, durch irgend ein Reagens an der sehr resistenten Hülle der reifen Spermatozoen Veränderungen hervorzurufen, welche auf eine Struktur derselben hätten schließen lassen, so wandte ich schließlich die energisch wirkende Methode der Fäulnis an. Hoden und Nebenhoden von Säugethieren wurden in Wasser gelegt und einige Wochen darin belassen, bis eine nicht zu weit gehende Fäulnis eingetreten war. Um gute Präparate zu erhalten, ist es erforderlich, dass der Gang des Nebenhodens ganz mit Spermatozoen erfüllt ist. Alsdann wird ein Stück des Ganges der Epididymis herauspräparirt und in Wasser sorgfältig abgespült. Der herausgedrückte Inhalt desselben wird sodann mit Nadeln in einem Tropfen 0,4%iger Lösung von Gentianaviolett zertheilt und gefärbt (über das Nähere siehe 25, p. 445, 446). Bei dieser Behandlung gelang es mir an allen Spermatozomen aus dem Nebenhoden, deren Verbindungsstück in frischem Zustande völlig homogen aussah, eine Struktur der Hülle darzustellen (Taf. XV, Fig. 86—90).

Die vorher glatte Oberfläche des Verbindungsstückes wurde zuerst rau und uneben. Diese Rauigkeiten vertieften sich, so dass bald die Ränder eingekerbt erschienen (Fig. 86, 90 V). Bei oberflächlicher Einstellung wurde sodann eine Querstreifung sichtbar, welche durch dunkler und heller gefärbte, häufig sehr wenig schräg gestellte Linien hervorgerufen wurde; die dunkel violett gefärbten Linien sprangen an den Rändern vor. Diese Querstreifung war ziemlich regelmäßig und an dem ganzen Verbindungsstück sichtbar (Fig. 87—90). Bisweilen gelang es bei genauer Betrachtung, festzustellen, dass die dunklen Linien die engen Windungen einer den Achsenfaden umgebenden Spiralbildung darstellen.

Ein Vergleich dieser Spiralbildung mit derjenigen, welche an dem noch nicht ausgebildeten Element des Hodens so deutlich ist, ergibt nun, dass beide Bildungen durchaus identisch sind. Die Windungen

stehen an dem macerirten Verbindungsstück nicht enger als an dem Hodenelement in dem Stadium, in welchem die vorher sehr deutliche Spiraltbildung beginnt, in den anscheinend homogenen Zustand des Verbindungsstückes überzugehen. Dieses Stadium findet sich im mittleren und besonders hinteren Theile solcher Elemente des Hodens, deren vorderer Abschnitt schon das homogene Aussehen zeigt (vgl. z. B. JENSEN, 17, Taf. XXII, Fig. 14, 15, 17). Denn wie oben ausgeführt wurde, schreitet ja die Veränderung von vorn nach hinten hin am Verbindungsstück vor. Es kann mithin, wie JENSEN und Andere wollen, das homogene Aussehen des reifen Verbindungsstückes nicht dadurch hervorgerufen werden, dass die Spiraltouren so dicht an einander rücken, dass sie mit einander verschmelzen, oder dass sie in Folge ihrer starken Lichtbrechung für das Auge zusammenfließen und nicht mehr wahrnehmbar werden<sup>1</sup>. Dann würden die Spiraltouren sich auch durch Maceration in dieser Deutlichkeit niemals wieder darstellen lassen. Offenbar wird das Wiedererscheinen der Spiraltbildung bei Einwirkung der Maceration dadurch bedingt, dass durch den Process der Maceration eine weniger resistente Zwischensubstanz zuerst aufgelöst wird, welche die Lücken zwischen den Spiraltouren ausfüllt und da-

<sup>1</sup> Obwohl JENSEN (17) für diese letztere Erklärung eintritt, steht doch eine von ihm ausführlich geschilderte Beobachtung mit seiner Annahme nicht im Einklange. Zu Anfang seiner Arbeit (l. c. p. 382) heißt es: »Zweitens habe ich unter den zahlreichen untersuchten Individuen der Ratte nicht selten solche getroffen, wo sich überhaupt eine deutliche Querstreifung des Verbindungsstückes bei nur wenigen Samenkörpern zeigte; bei den allermeisten waren die Streifen am ganzen Verbindungsstück viel schwieriger als sonst zu beobachten, obgleich sich die Samenkörper in demselben (noch nicht reifen) Stadium befanden, und die Hoden in beiden Fällen gesund und voll waren. Dieser Umstand könnte verhängnisvoll werden. Denn ohne gründliche Untersuchung würde man die Querstreifen ganz übersehen und glauben, dass sie sich nicht vorfänden, oder vielleicht annehmen, dass sämtliche Streifen des Verbindungsstückes sehr dicht an einander lägen, so dass desswegen eine Unterscheidung derselben unmöglich sei. Die eine sowie die andere Annahme ist unrichtig. Bei recht scharfer Beobachtung habe ich mich mehrmals von dem Vorhandensein der Querstreifen überzeugt; sie liegen nicht dichter beisammen, sondern der Unterschied in der Lichtbrechung, wodurch sie sonst deutlich hervortreten, ist viel geringer, so dass das Verbindungsstück homogen oder fast homogen zu sein scheint.« JENSEN giebt hier also selbst zu, dass das Aussehen des Verbindungsstückes ein scheinbar homogenes sein kann, ohne dass die Windungen dichter zusammen liegen. Hierdurch entzieht er seiner eigenen Annahme die Begründung. Offenbar kommt bei den Individuen, welche von vorn herein eine undeutliche Querriffelung zeigen, die von mir nachgewiesene Zwischensubstanz früher zur Ausbildung als sonst.

durch die Oberfläche glättet. Die Spirale bildet sich an dem Spermatozoon zuerst aus, ist daher an den Elementen aus dem Hoden meist überall deutlich; später erst entsteht die Zwischensubstanz. Dadurch nun, dass beide Substanzen das gleiche Lichtbrechungsvermögen erhalten, wird das homogene Aussehen des Verbindungsstückes bei der Ratte hervorgerufen. Würde das Lichtbrechungsvermögen der beiden Substanzen differieren, dann würden auch die reifen Samenkörper, wie bei den Fledermäusen, eine Andeutung ihrer ursprünglich so deutlichen Struktur zeigen.

Während somit die Struktur der Hülle am ausgebildeten Spermatozoon keine wesentliche Veränderung erlitten hat, ist die chemische Beschaffenheit des Verbindungsstückes doch eine ganz andere geworden. Dies geht schon aus der großen Resistenz der Hülle hervor. Es lässt sich daher an dem macerierten Spermatozoon die Spiralbildung niemals mehr, auch nicht auf kleinste Strecken hin, in Gestalt eines Fadens oder fadenartigen Saumes ablösen, was ja an dem Hodenelement sehr leicht gelingt. Vielmehr ist die Beschaffenheit der Spirale eine sehr spröde und bröckelige geworden. Auch hierdurch unterscheidet sich diese Spiralbildung von der Spirale an den Elementen der Singvögel. Wie von mir gezeigt ist (23), besitzt dieselbe bei den letzteren eine, wenigstens an dem noch nicht ganz ausgebildeten Elemente, leicht nachweisbare und nicht unbeträchtliche Elasticität und Spannung, so dass sie sich, losgelöst, leicht zusammenschnürt.

In Folge dieser bröckeligen Beschaffenheit der Hülle erhält man, ähnlich wie bei *Vesperugo noctula*, bei Einwirkung der Fäulnismaceration, anstatt der regelmäßigen Spirale, sehr häufig am Verbindungsstück unregelmäßige Einkerbungen. Es kommt dabei häufig vor, dass Stücke der Hülle herausbröckeln, so dass der Achsenfaden auf diesen Strecken entblößt wird. Hierdurch kann die Hülle in Segmente zerlegt werden. Meist sind diese Segmente unregelmäßig und stellen größere Komplexe von Spiraltouren dar (Fig. 87, 88, 89). Seltener, wenigstens zu Anfang der Maceration, kommt es vor, dass die Segmente mehr regelmäßig und so klein werden, dass jedes derselben einer oder zwei Spiralwindungen entspricht (Fig. 87, im hinteren Theile des Verbindungsstückes, nach 22tägiger Maceration des Nebenhodens der Ratte in Wasser). Diese kleineren Segmente sind dann durch kleinere (häufig ein wenig schräg gestellte) Querspalten von einander getrennt und werden von dem Achsenfaden zusammengehalten. Mich nimmt dieser Querzerfall nun durchaus nicht Wunder, denn man muss bedenken, dass die Spiralen so flach geworden sind, dass sie fast einem Kreisringe



entsprechen; dazu kommt die bröckelige Beschaffenheit der ganzen Bildung. Ich sehe daher, wie bei den Fledermäusen, in diesem feineren Querzerfall durchaus keine auffällige Erscheinung, und möchte dies betonen, um die Möglichkeit auszuschließen, dass dieser Querzerfall als Argument gegen das Vorhandensein einer Spirale angeführt werden könnte.

Bei weiter einwirkender Maceration wird schließlich die ganze Hülle aufgelöst, so dass der Achsenfaden frei vorliegt und allein übrig bleibt.

Aus Obigem geht demnach hervor, dass, wie bei *Vesperugo noctula* und *pipistrellus*, auch bei der Ratte die anscheinend homogene Hülle des Verbindungsstückes der reifen Samenkörper aus einer Spiralbildung und einer die Lücken derselben ausfüllenden (mithin gleichfalls spiralig angeordneten) Zwischensubstanz besteht, welche vielleicht, wenn auch nur in dünnster Schicht, die ganze Oberfläche des Verbindungsstückes überzieht. —

Diese bei den Chiropteren und der Ratte aufgefundene Struktur des Verbindungsstückes habe ich nun bei allen von mir untersuchten Säugethieren nachweisen können. Überall lässt sich an den unreifen Elementen des Hodens die Spiralbildung in Gestalt einer meist sehr deutlichen Querriffelung beobachten. Bei den kleineren Formen bedarf es allerdings, wie schon JENSEN für Pferd und Schaf hervorhebt, einer sehr scharfen Beobachtung und recht guten Lichtes, um entscheiden zu können, ob man es in der That mit Windungen zu thun hat; häufig sind die Windungen wenig hervortretend und sehen nur wie Unebenheiten aus. Eben so habe ich diese Windungen sodann bei allen darauf hin untersuchten Arten durch Maceration der ausgereiften, scheinbar homogenen Spermatozoen aus dem Nebenhoden wieder sichtbar machen können, so dass sich feststellen ließ, dass die Hülle von einer Spirale und einer Zwischensubstanz gebildet wird. Die Ausbildung der Spirale, die Zahl und die Enge der Windungen ist jedoch, je nach der Art, verschieden. Sehr gut entwickelt fand ich die Spiralbildung z. B. bei dem Maulwurf, an dessen Hodenelementen die Windungen sehr deutlich sind. Das Verbindungsstück des ausgereiften Spermatozoen aus dem Nebenhoden erscheint dagegen homogen oder zeigt nur Andeutungen seiner Struktur in Gestalt undeutlicher Querschatten (Fig. 37, 47). Aber auch hier gelang es mir durch Maceration leicht, die Spirale wieder darzustellen. Fig. 97—99 auf Taf. XV zeigen dieselbe z. B. an Verbindungsstücken, welche einem Nebenhoden des Maulwurfs entnommen wurden, welcher sieben Tage in Wasser macerirt hatte. Ein Querzerfall kam dabei häufig zur Beobachtung.

Wenn daher FÜRST (6, 7) und NIESSING (8) der Hülle des ausgebildeten Spermiosoms eine Struktur absprechen und die Spirale für eine »vorübergehende Entwicklungsform« (FÜRST) erklären, so beruht dies darauf, dass die genannten Forscher die reifen Samenkörper nicht nach zweckmäßigen Methoden untersucht haben.

Offenbar sind hiermit auch die älteren Beobachtungen v. KÖLLIKER's (26) und SCHWEIGGER-SEIDEL's (24) in Verbindung zu bringen, für welche sich eine Erklärung bis jetzt eigentlich nicht recht finden ließ. v. KÖLLIKER (26, p. 254) fand nämlich in dem Sperma einer Cyste des Nebenhodens vom Ochsen »neben normalen beweglichen Samenfäden Elemente, welche so degenerirt waren, dass ihre Schwänze in ihrer ganzen Länge, oder nur am vorderen Theile in Fetttröpfchen umgewandelt waren. Solche fettig metamorphosirte Schwänze oder Bruchstücke derselben schwammen auch viele isolirt in der Flüssigkeit umher«. Dasselbe berichtet SCHWEIGGER-SEIDEL (24, p. 322) von dem Cysteninhalt aus dem Nebenhoden des Schafbockes. »Unter den Samenkörperchen waren nur wenige erhalten, die meisten waren zerbrochen. Zunächst waren fast sämtliche Köpfchen isolirt, dann aber auch die Mittelstücke als abgetrennte, gleich lange, stäbchenartige Gebilde zu erkennen. Der Zerfall ging jedoch hier noch weiter, indem sich die Mittelstücke in lauter kleine quadratische Stückchen auflösten.« Offenbar war hier, wie ein Blick auf die Abbildungen<sup>1</sup> beider Autoren mir sofort beweist, in den Cysten an einer Anzahl reifer Elemente dieselbe Maceration eingetreten, wie im Uterus der Fledermausweibchen. Zum Theil war wohl an diesen Spermatozoen die Spiralbildung isolirt, zum Theil die Hülle in Querstücke zerfallen, die, in frischem Zustande untersucht, stark lichtbrechend sind. Um eine »fettige Degeneration« der Spermatozoen handelt es sich hier meiner Ansicht nach nicht.

Bisweilen gelingt es übrigens bei einigen Arten, z. B. bei dem Schwein, Schafbock, Kater u. a. hier und da, an den reifen Spermiosomen besonders nach Sublimatzusatz, noch Andeutungen der Struktur der Hülle zu erkennen in Gestalt einer meist nicht sehr deutlichen Querschattirung oder auch einer Querriffelung. Bei manchen Säugethieren scheint dies jedoch, wie bei den obigen Chiropteren, Regel zu sein. So berichtet SELENKA (27) von den Spermiosomen von *Didelphys virginiana*, dass das Vorderende derselben unter der Tauchlinse deutliche Querstreifen zeigt. Nachdem FÜRST (7) bei anderen Beutelthieren an den Hodenelementen eine Spiralbildung im Verbindungsstück nachgewiesen hat, kann diese Querstreifung nur auf die spiralige Struktur bezogen werden.

<sup>1</sup> v. KÖLLIKER, l. c. Taf. XIII, Fig. 3; SCHWEIGGER-SEIDEL, l. c. Taf. XIX, Fig. E 5.

Die Querstreifung, welche EIMER (2) von den Spermatozomen des Kaninchens, Meerschweinchens, der Maus, des Stiers, Hundes, Katers, Hermelins und auch des Menschen erwähnt, und welche er entsprechend seiner Auffassung vom Baue der Fledermausspermatozoen als »Gliederung« deutet, wurde wohl in erster Linie an Hodenelementen wahrgenommen und deckt sich mit dem optischen Ausdruck der Spirale.

Nach Allem scheint wohl sicher, dass die von mir nachgewiesene Struktur des Verbindungsstückes in der Klasse der Säugethiere ganz allgemein verbreitet ist.

Bei Beschreibung der Spermatozomen von *Vesperugo noctula* und *pipistrellus* wurde die sehr deutliche Abplattung des Verbindungsstückes hervorgehoben. Auch die Samenelemente von *Rhinolophus* sind vorn deutlich abgeplattet. Eine ähnliche Erscheinung hat FÜRST (7) von den Spermatozoen mancher Beutelhthiere beschrieben. Bei den übrigen von mir untersuchten Säugern ist die Abplattung, wenn überhaupt vorhanden, jedenfalls nur äußerst gering.

JENSEN berichtet endlich noch von einer eigenthümlichen »Scheibe«, welche als besonderer Theil des Verbindungsstückes bisweilen zur Beobachtung kommt (17, p. 440—444). »Ich muss nun auch darauf aufmerksam machen, dass man nicht selten hinter den Windungen, am Ende des Verbindungsstückes, ein breites, transversal situirtes, ziemlich dickes, scheibenförmiges Gebilde von gleich starker Lichtbrechung, wie das Knöpfchen wahrnimmt. Während sich der Spiralfaden bei Selbstmaceration auflöst und verschwindet, erhält sich das genannte Gebilde unverändert; man sieht dann auch deutlich, dass dasselbe scheibenförmig ist. Ich betrachte es also als ein besonderes, bisher unbekanntes Stück, das von den Querstreifen wohl zu unterscheiden ist. Es persistirt während der folgenden Entwicklung; bei den am meisten entwickelten Samenkörpern des Hodens fand ich dasselbe wieder; es war indessen bei diesen kleiner und konnte nur dadurch, dass das hinterste Ende des Verbindungsstückes stärker lichtbrechend war, erkannt werden. — Eine ähnliche Scheibe habe ich bei den noch nicht entwickelten Samenkörpern der Ratte, bei sehr genauer Untersuchung aber auch bei den fast fertigen Samenkörpern gefunden. — Manchmal war ich nicht im Stande, diese Scheibe zu entdecken, und es ist somit nicht sicher, ob sie konstant vorkommt. Beim Pferd konnte ich ihre Entstehung verfolgen; sie wird von der Cytoplasma-Ansammlung gebildet, welche am hinteren Ende des Verbindungsstückes oft so lange sitzen bleibt, und zeigt sich als eine Verdichtung der hintersten Partie derselben« (vgl. 17, Taf. XXII, Fig. 15, 16 und Taf. XXIV, Fig. 52, 53 S).



PRENANT (28) scheint an reifen oder nahezu reifen Spermatozoen vom Menschen Ähnliches gesehen zu haben.

Vielleicht, oder vielmehr sehr wahrscheinlich, hängt diese von JENSEN beschriebene Bildung zusammen mit der Erscheinung, dass der vordere und hintere Rand des ausgebildeten Verbindungsstückes schärfer und dunkler hervortreten und immer quer, niemals schräg abgeschnitten sind. Sehr wahrscheinlich ist die erste und letzte Windung der Spirale des Verbindungsstückes wirklich scheibenförmig geworden, indem sich das freie Ende des Spiralfadens an die erste Windung angelegt hat, so dass man hier an jedem Ende von einer »Schluss Scheibe« sprechen könnte. Diese Endscheiben sind aber an den ausgebildeten Samenelementen, in ihrem sonstigen Verhalten nicht von den übrigen Spiralwindungen verschieden, wie mir Deckglas-Trockenpräparate beweisen (vgl. auch Taf. XIV, Fig. 82, 83, 84).

Es erinnert diese »Scheibe« übrigens sehr an ein intermediäres, stark lichtbrechendes besonderes Stück, welches ich bei manchen Reptilien (Lacerten) im Verbindungsstück, freilich an bisweilen wechselnder Stelle, aufgefunden habe (vgl. hierüber 29, p. 275; Taf. XII, Fig. 89, 90, 91 i).

### Hauptstück der Geißel.

Wie bei dem Verbindungsstück, gelang es mir auch in der Hülle des Hauptstückes bei allen daraufhin untersuchten Säugethieren durch Maceration eine Struktur nachzuweisen. Wirkt die Maceration einige Zeit ein, so verliert auch das Hauptstück die glatten Kontouren und zeigt Einkerbungen, welche am frühesten und am deutlichsten an dem vorderen Ende auftreten (Taf. XV, Fig. 86, 90). Die Hülle erscheint dadurch rau und uneben, wie aus kleinen Querstückchen oder ziemlich regelmäßigen, gleich großen Körnchen zusammengesetzt, welche auf dem Achsenfaden aufgereiht sind. Sehr deutlich habe ich dies z. B. bei der Ratte, der Maus, dem Schwein, dem Maulwurf u. a. gesehen. Bei der Feinheit dieser Bildung ist es unmöglich zu entscheiden, ob es sich hier wirklich um Segmente handelt, oder ob auch hier eine durch Zwischensubstanz ursprünglich verdeckte Spiralbildung besteht. An besonders günstigen Stellen glaube ich den Eindruck erhalten zu haben, dass (wie bei *Vesperugo noctula*, siehe oben) das Letztere der Fall ist, und hier dieselbe Struktur, wie am Verbindungsstück, vorliegt. JENSEN (17) kommt bei der Ratte zu demselben Resultate.

Auch macht JENSEN (17) darauf aufmerksam, dass die Spiralbildungen des Verbindungsstückes und Hauptstückes nicht kontinuierlich in einander übergehen, sondern durch einen, an den Hodenelementen

Anfangs deutlichen, später undeutlichen Querspalt von einander getrennt werden, wie er sich bei den Chiropteren (*Vesperugo noctula* und *pipistrellus*) auch noch an dem ausgebildeten Samenkörper vorfindet. Hiermit hängt zusammen, dass das Verbindungsstück sich bei den meisten Säugethiern scharf von dem Hauptstück absetzt. Ausnahmen hiervon sind allerdings zu verzeichnen, wie z. B. die Spermatozoen von *Rhinolophus Ferrum equinum* (Taf. XIII, Fig. 29).

Ferner sind die Hüllen beider Abschnitte auch chemisch different, wie das verschiedene Färbungsvermögen (cf. JENSEN, 17, p. 399—400) und das Verhalten gegen Macerationseingriffe beweisen. Während an den unreifen Spermatozoen aus dem Hoden die Spiralbildung des Verbindungsstückes, wie oben ausgeführt, leicht aufgelöst werden kann, ist in diesem Stadium die Hülle am Hauptstück schon ausgebildet und wird, selbst nach längerer Einwirkung der Reagentien, nicht alterirt. Ich finde daher die Fig. 30 und 32 auf Taf. XXIII und die Fig. 39 auf Taf. XXIV der JENSEN'schen Arbeit (17) nicht ganz genau. Es setzen sich hier die beiden Hälften des zerspaltenen Achsenfadens direkt in den Randkontour des Hauptstückes fort. In Wahrheit aber ist der Achsenfaden dünner, als der von JENSEN mit *H* bezeichnete Abschnitt, weil an diesem Abschnitt noch die bereits entwickelte Hülle hinzukommt. Daher erklärt sich auch, dass JENSEN die Zerspaltung des Achsenfadens vermittels Essigsäure nur bis zum Anfange des Hauptstückes gelang, weil hier die resistente Hülle eine weitere Auffaserung verhinderte. An dem ausgebildeten Samenkörper verhalten sich nun die beiden Abschnitte entgegengesetzt. Wenigstens konnte ich durch Maceration die Hülle des Hauptstückes leichter zum Schwunde bringen, als am Verbindungsstück; es wurde daher der Achsenfaden im Hauptstück früher isolirt, als im vorderen Abschnitt der Geißel (Taf. XV, Fig. 87, 88, 89).

Außer dieser Struktur im Verbindungsstück und Hauptstück habe ich nun an der Oberfläche dieser Abschnitte keine anderen Bildungen wahrnehmen können. Alle meine Untersuchungen, welche an den noch nicht ausgebildeten, wie an den reifen Elementen auf den Nachweis eines sonstigen »Spiralsaumes« oder einer »undulirenden Membran« gerichtet waren, sind durchaus negativ ausgefallen.

Bekanntlich hat GIBBES (14) an den Spermatozoen mancher Säugethiere (Pferd, Hund, Stier, Kater, Kaninchen und Meerschweinchen) einen Faden beschrieben, welcher, ähnlich wie bei den urodelen Amphibien, vermittels einer feinen schmalen Membran an einer Seite des Verbindungsstückes der Geißel angeheftet sein soll.

Dieser Faden und dieser einseitig angeheftete Saum

existiren nicht. Offenbar hat GIBBES die oben beschriebene, an den unreifen Elementen aus dem Hoden am Verbindungsstück zur Beobachtung kommende Spiralbildung zu dieser unrichtigen Auffassung Veranlassung gegeben.

In einer späteren Mittheilung (15) berichtet GIBBES, dass er diese Membran auch an frischen Spermatozoen des Menschen beobachtete, welche 12—24 Stunden nach dem Tode dem Hoden entnommen wurden. Nach dem beigegebenen Holzschnitt zu urtheilen, unterscheidet sich dieser Saum aber wesentlich von dem früher (14) von GIBBES beschriebenen dadurch, dass die mit einem »Filament« versehene Membran sehr breit ist und sich in ganzer Ausdehnung der Geißel vom Kopfe bis zur Schwanzspitze erstreckt. Obwohl nun das Vorhandensein dieser Membran von allen späteren Untersuchern (A. v. BRUNN, RETZIUS, JENSEN) ausdrücklich in Abrede gestellt ist, habe ich mich doch noch der Aufgabe unterzogen, den Inhalt des Hodens und Nebenhodens mehrerer ganz frischer menschlicher Leichen daraufhin zu untersuchen. Ich bin zu dem Resultate gekommen, dass ich den von GIBBES an den menschlichen Spermatozoen beschriebenen Saum für ein Phantasiegebilde erklären muss. Es wäre an der Zeit, diese »Beobachtungen« von GIBBES, welche eine unverdiente Beachtung gefunden haben, endlich für abgethan zu betrachten.

Ein anderer »Spiralsaum« ist von W. KRAUSE (10, 11, 12) an den Spermatozoen einiger Säugethiere und auch des Menschen beschrieben worden. Derselbe soll sich als sehr zarter, schmaler Saum in, wie die beiden Abbildungen (11, 12) zeigen, unregelmäßigen, beträchtlich weiten Spiraltouren vom Kopfe ab an dem Verbindungsstück und Hauptstück bis gegen das Geißelende hin ziehen. Nach Behandlung des Stierhodens mit 1%iger Überosmiumsäure und der Zupfpräparate mit wässerigem Säurefuchsin, Alkohol, Nelkenöl und Dammarfirnis soll er sichtbar werden. Nach meinen Erfahrungen über die Darstellung derartiger zarter Saumbildungen an Spermatozoen ist nun die starke Aufhellung in Balsam, noch dazu bei der nur schwachen Fuchsinfärbung, sehr wenig geeignet. In den »Nachträgen« (11) empfiehlt W. KRAUSE auch nur die Untersuchung in Wasser nach Osmiumsäurezusatz ohne Färbung. Je leistungsfähiger das Mikroskop, um so weiter soll man den Saum nach dem spitzen Ende des Schwanzes hin verfolgen können. Nach Allem unterscheidet sich mithin dieser Saum sehr wesentlich von der einseitig angehefteten undulirenden Membran der Tritonenspermatozoen und von der aus engen regelmäßigen Touren bestehenden Spiralbildung am Verbindungsstück der Säugethiere. Es ist mir daher nicht recht verständlich, dass W. KRAUSE den von ihm selbst beschrie-



benen Saum mit den genannten Bildungen zusammenwerfen und identificiren kann. Vor Allem kann derselbe nicht der mit Randfaden versehenen Membran der urodelen Amphibien gleichgesetzt werden, wie es von dem genannten Autor geschieht.

Dieser KRAUSE'sche Saum ist nun weder von A. v. BRUNN und G. RETZIUS, noch neuerdings von JENSEN bestätigt worden. Auch ich habe mich vergeblich bemüht, denselben zu sehen und bin ich zu der Überzeugung gekommen, dass der KRAUSE'sche Spiralsaum<sup>1</sup> nicht vorhanden ist. Da ich für meine Untersuchungen die besten Linsen benutzte und mit Methoden arbeitete, welche mich ähnlich zarte und äußerst vergängliche Bildungen leicht auffinden ließen, wie z. B. den Saum an der Geißel mancher Knochenfische (29), so glaube ich, dass mir der KRAUSE'sche Saum wohl kaum hätte entgehen können, wäre er vorhanden gewesen. Ich vermuthete, dass die oben beschriebene Spiralbildung der Hülle, auf welche W. KRAUSE bei der Beschreibung seines Saumes ja auch wiederholt Bezug nimmt, obwohl sie etwas ganz Anderes darstellt, im Verein mit kleinen der Geißel anhaftenden plasmatischen Tröpfchen diesem Autor die Veranlassung zu seiner Deutung gegeben hat. Derartige kleine Tröpfchen habe ich bisweilen sogar dem Endstück anhaftend gesehen (4). In dieser Vermuthung werde ich noch dadurch bestärkt, dass W. KRAUSE in seiner Mittheilung in der »Internationalen Monatsschrift« (42) hervorhebt, dass sein Saum an den noch nicht ganz reifen Gebilden sichtbar sei.

Der von LEYDIG (43) an dem Verbindungsstück der Samenkörper aus dem Hoden der Hausmaus erwähnte und dargestellte »Spiralsaum« endlich ist identisch mit der oben beschriebenen Spiralbildung der Hülle im Verbindungsstück des Hodenelementes.

### Achsenstrang.

Dieses Gebilde, welches zuerst von EIMER (2) bei Chiropteren gesehen und von A. v. BRUNN (22) »Achsenfaden« bei anderen Säugethieren näher untersucht wurde, durchsetzt die Geißel kontinuierlich von Anfang bis zu Ende und wird auf der Strecke des Verbindungsstückes und Hauptstückes von den beschriebenen Hüllen umgeben; am

<sup>1</sup> BRASS scheint diesen Saum nach eigener Phantasie noch vergrößert und verbessert zu haben (Dr. ARNOLD BRASS, Göttingen, Tafeln zur Entwicklungsgeschichte und topographischen Anatomie des Menschen, Leipzig 1890); die beiden Abbildungen in Fig. 9 auf Taf. XII seines Bildwerkes stellen wahre Monstra von Geißelbildungen dar. Derartige Willkürlichkeiten dürften, besonders in einem Werke, welches Lehrzwecken dienen soll, nicht zu rechtfertigen sein, abgesehen davon, dass der Verfasser in seiner Vorrede versichert, dass die Zeichnungen »mit peinlichster Gewissenhaftigkeit« ausgeführt seien.

Ende des Hauptstückes tritt es, wie A. v. BRUNN (22) nachgewiesen hat, als feiner Endfaden (»Endstück« nach G. RETZIUS) frei hervor (vgl. über diesen letzteren Abschnitt 4). Bei manchen Säugethieren lässt sich dieser axiale Faden schon an dem ganz frischen Spermiosom aus dem Nebenhoden in Gestalt einer feinen hellen Linie erkennen.

Es ist mir nun bei allen von mir untersuchten Säugethieren gelungen, diesen Achsenfaden auf mehr oder weniger große Strecken hin, sowohl im Bereiche des Verbindungsstückes, wie auch des Hauptstückes, bisweilen sogar in ganzer Ausdehnung, isolirt zur Anschauung zu bringen. Es geschah dies vermittels der Fäulnismaceration mit nachfolgender Färbung (siehe oben p. 240). Durch dieselbe wird zuerst die Hülle im Hauptstück, dann auch im Verbindungsstück aufgelöst, während der Achsenfaden der Maceration lange widersteht und eine große Resistenz zeigt. Der isolirte Achsenfaden stellt einen glatten Faden dar, welcher sehr elastisch biegsam ist und sich gegen sein hinteres Ende hin allmählich verjüngt. Derselbe färbt sich mit Gentianaviolett nur schwach, wenn auch deutlich, während die Hülle und deren Reste mit diesem Farbstoff eine intensivere, besonders im Verbindungsstück dunkel violette Färbung annehmen; schon hierdurch lassen sich die beiden Substanzen im Präparate leicht von einander unterscheiden (Taf. XV, Fig. 86—90). Die Dicke des Achsenfadens steht in einem gewissen geraden Verhältnis zu der Größe und Länge der Spermatozoen, nicht aber zu der Ausbildung der Hülle. Manche Spermiosomen von mittlerer Länge, z. B. die von *Rhinolophus*, besitzen eine relativ sehr dünne Hülle, während der feine Achsenfaden viel kleinerer Spermiosomen (*Vesperugo noctula* und *pipistrellus*) von einer außerordentlich dicken Hülle umgeben ist.

In einer früheren vorläufigen Mittheilung (18) habe ich nun bereits von einem eigenthümlichen Strukturverhältnis berichtet, welches ich an dem Achsenfaden der Säugethiere aufgefunden habe. Es gelang mir nämlich an dem noch nicht ausgebildeten Spermiosom aus dem Hoden, wie auch an den reifen Spermatozoen aus dem Nebenhoden, und zwar an den letzteren durch Einwirkung der Fäulnismaceration, eine exquisit feinfaserige Struktur nachzuweisen. Die betreffende Stelle meiner Abhandlung (18, p. 366, 367) lautet: »Unterwirft man frische Hodenflüssigkeit der Ratte einer sorgfältigen Untersuchung, so findet man hier und da Spermatozoen, an welchen der Achsenfaden des Verbindungsstückes auf Strecken der zierlichen Querriffelung entbehrt und hier, bisweilen sogar noch bei theilweise erhaltener Querriffelung, nicht selten in zwei scharf hervortretende Fäden gespalten ist. Besonders trifft man diesen Zerfall im unteren Theile des

Verbindungsstückes, dort, wo sich auch an den entwickelten Spermatozoen aus dem Nebenhoden häufig dieselbe Erscheinung zeigt. Einige Male sah ich nun jede dieser Fasern deutlich wieder in zwei Fäden zerfallen, so dass hier im Ganzen vier feinere Fäden vorlagen. Auch in der frisch untersuchten Hodenflüssigkeit des Schafbocks und anderer Säugethiere fand ich sehr häufig ganz genau dasselbe und sah ich hier bisweilen die beiden Fäden des Achsenstranges im Verbindungsstück der ganzen Länge nach getrennt.«

»Die schönsten, einwurfsfreien Resultate erhielt ich schließlich durch energische Maceration der entwickelten Elemente aus dem Nebenhoden. Es gelang mir an den Spermatozoen der Ratte und auch anderer Säugethiere, auf den größten Theil des Verbindungsstückes und auf die ganze Strecke des Hauptstückes hin den Achsenfaden völlig zu isoliren. Häufig war nun dieser isolirte Faden auf der Strecke des Hauptstückes in zwei Fäden auf größere Strecken zerfallen, von denen sich nicht selten lange feinste Fibrillen der Länge nach ablösten. Auch im Verbindungsstück traf ich die beiden Fäden wieder an, die an Spermatozoen aus dem Hoden gesehen wurden. Auch hier zerfielen diese beiden Fäden des öftern in feinste Fibrillen. Einmal sah ich sogar den ganzen oberen Theil des Achsenfadens im Verbindungsstück, gleich einem Bündel biegsamer Ruthen, in sieben isolirte feinste Fibrillen zerspalten.«

Auf Taf. XIV und XV der vorliegenden Arbeit habe ich nun einige Befunde dargestellt, welche den angeführten Mittheilungen zu Grunde lagen. Ich will bei dieser Gelegenheit nicht unterlassen, zu erwähnen, dass ich gerade vom faserigen und fibrillären Zerfall des Achsenstranges bei Säugethieren eine große Anzahl von Zeichnungen bewahre, welche oft recht wunderlich aussehende, wenn auch leicht erklärliche Bildungen darstellen. Indessen kann ich auf die Publikation einer größeren Anzahl derselben verzichten, nachdem ich in meiner Monographie über die Spermatozoen der Vögel (25) auf Taf. XV—XVIII diese eigenthümlichen Zerfallstadien und das charakteristische Aussehen der Elementarfibrillen hinreichend zur Darstellung gebracht habe; denn es gleichen sich, so weit sich bis jetzt urtheilen lässt, wie ich auch hier betonen möchte, die von mir aufgefundenen »Elementarfibrillen« in allen von mir untersuchten Thierklassen vollkommen.

Fig. 46, 48—50, 82—85 auf Taf. XIV und Fig. 94 auf Taf. XV sind nach Hodenpräparaten gezeichnet. Fig. 46 und 48—50 stammen aus einem Hodenpräparat vom Maulwurf (*Talpa europaea* L.), welches einige Stunden in 0,80/oiger Kochsalzlösung unter dem Deckglase gelegen



hatte. Die Spiralhülle im Verbindungsstück ist aufgelöst und völlig verschwunden, so dass der Achsenfaden (*A'*) frei liegt; derselbe zeigt sehr deutlich eine Spaltung in zwei fadenartige Hälften.

Die Fig. 82, 83 zeigen dasselbe vom Hengst, Fig. 84, 85 vom Schweine, Fig. 94 vom Schafbock, nach Zusatz von verdünntem Glycerin zu dem Präparat und nach schwacher Tinktion mit Gentianaviolett; der mehr oder weniger isolirte Achsenstrang lässt eine Trennung in zwei Fäden erkennen. In Fig. 84 hat sich außerdem noch von der einen Hälfte eine feinste Fibrille abgelöst, welche sich im Präparat zwischen den beiden Fäden befand.

Fig. 86—90 entstammen Präparaten aus dem Nebenhoden der Ratte, nachdem derselbe 16—22 Tage in Wasser macerirt hatte. Diese Zeichnungen, wie auch alle anderen, habe ich mich bemüht, mit größter Naturtreue anzufertigen. Die Hülle im Verbindungsstück ist stellenweise ausgebröckelt, so dass der blass gefärbte Achsenfaden sichtbar geworden ist. In Fig. 89 ist derselbe etwas unterhalb der Mitte des Verbindungsstückes in zwei Hälften gespalten. In Fig. 90 ist der vordere Theil des Verbindungsstückes abgebrochen und ein frei hervorstehender Theil des Achsenstranges in mehrere Fasern zerlegt, die wie ein Bündel Ruthen von einander abstehen. Noch auf eine längere Strecke sind die Fasern, sieben an der Zahl, in Fig. 87 von einander getrennt. Höchst wahrscheinlich ist auch hier der vorderste Theil des Achsenfadens mit dem Endknöpfchen abgebrochen, da die Fasern sonst in dem Endknöpfchen vereint zu bleiben pflegen. In meiner ersten Mittheilung (48) habe ich nicht besonders darauf aufmerksam gemacht, dass in diesen Präparaten die Fasern nicht alle die gleiche Dicke besaßen, vielmehr einige davon merklich dicker waren, so dass man annehmen musste, dass sich dieselben noch aus feineren Fibrillen zusammensetzten. Es ist mir inzwischen gelungen, eine noch größere Anzahl von Fasern und Fibrillen bei der Ratte isolirt zur Darstellung zu bringen; ich werde hierauf sogleich zurückkommen.

Die in Fig. 86—90 dargestellten Präparate beanspruchen dadurch noch eine besondere Wichtigkeit, dass sie auch einen faserigen Zerfall des Achsenstranges auf der Strecke des Hauptstückes zeigen. In Fig. 86 ist der Achsenstrang in diesem Abschnitt nur erst theilweise isolirt und an einer Stelle in zwei Hälften gespalten. Auch in Fig. 90 ist die Hülle noch zum Theil erhalten, der Achsenstrang im oberen Theile des Hauptstückes aber bereits in vier ungleich dicke Fädchen getheilt. In Fig. 87, 88, 89 ist der Achsenstrang von seiner Hülle, die sich aufgelöst hat, vollständig befreit. In Fig. 87 zeigt er eine Trennung in zwei Hälften, in Fig. 88 und 89 in ganzer Länge eine Auffaserung in drei ungleich

dicke, frei flottirende Fädchen; zwei derselben sind äußerst fein und können vielleicht als Elementarfibrillen angesprochen werden. In Fig. 88 zeigt das dickere Fädchen an zwei Stellen wiederum eine Spaltung in zwei Hälften, so dass auch hier schon vier Fasern festzustellen sind. In Fig. 89 sind die isolirten Fädchen nicht von gleicher Länge, vielmehr sind die Fibrillen merklich kürzer, als der dickere Faden. Diese Ungleichheit in der Länge, welche nur selten beobachtet wurde, ist wohl bestimmt durch die Einwirkung der Maceration zu erklären: es sind eben die hinteren Enden der isolirten feinen Fädchen derselben schon anheimgefallen und aufgelöst. Auf die lange Einwirkung der Maceration ist jedenfalls auch die Weichheit der unregelmäßig hin und her gebogenen Fibrillen zurückzuführen.

Durch diese Beobachtungen ist mithin die fibrilläre Struktur des Achsenfadens im Hauptstück und Verbindungsstück bewiesen<sup>1</sup>. Es ist mir nun allerdings bei den Säugethieren nicht gelungen, den Achsenfaden in seiner ganzen Ausdehnung in Fibrillen zu zerfallen, in so übersichtlicher Weise, wie ich es an den Spermatozoen der Vögel (25) darstellen konnte; die Hülle des Achsenfadens ist bei den Säugethieren eben zu resistent und setzt dieser Untersuchung zu große Hindernisse entgegen. Dass aber auch hier, wie bei den Vögeln, alle die Fibrillen, welche im Verbindungsstück beobachtet werden, sich kontinuierlich durch die ganze Länge des Hauptstückes erstrecken, dürfte schon daraus hervorgehen, dass ich niemals in der Kontinuität des Achsenstranges frei von demselben absteigende Fibrillenden angetroffen habe.

Wenn man mit diesen Befunden den von mir nachgewiesenen feinfädigen Zerfall des Endstückes (4) zusammenhält, so dürfte die von mir in meiner ersten Mittheilung (48, p. 367) aufgestellte These hinreichend bewiesen sein, dass »der Achsenfaden aus zwei neben einander liegenden, durch Kittsubstanz verbundenen

<sup>1</sup> Wie ich in meiner früheren Mittheilung (48) bereits erwähnt habe, kann man schon in dem frischen Sperma aus dem Nebenhoden der Ratte nicht selten den fibrillären Bau des Achsenfadens feststellen. Man findet nämlich hier und da, wenn auch nicht bei allen Individuen, Spermatozoen, an welchen auf eine kleine Strecke der Achsenfaden frei liegt und hier in Fasern zerlegt ist. Die Stelle liegt ganz konstant am hinteren Ende des Verbindungsstückes an der Grenze gegen das Hauptstück hin. Es hängt diese Erscheinung jedenfalls damit zusammen, dass an dieser Stelle die Hülle, wie schon JENSEN erwähnt, längere Zeit unvollständig bleibt, so dass hier an dem noch nicht ausgereiften Element eine Lücke besteht, welche erst kurz vor der definitiven Reife undeutlich wird. An dieser Stelle trifft man nicht zu selten eine oder beide Hälften des Achsenstranges in bisweilen zahlreiche, meist durch einander gewirrte Fasern und Fibrillen zersplittert. In allerdings seltenen Fällen sind lange, frei flottirende Fäden sogar aus der Hülle des Hauptstückes, wie aus einer Hülse, herausgezogen.

Bündeln aus feinsten Elementarfibrillen besteht, welche letzteren, wiederum durch Kittsubstanz mit einander verbunden, die ganze Spermatozoongeißel kontinuierlich von dem Anfange bis zu dem Ende des Achsenfadens durchsetzen«.

Dieser faserige und fibrilläre Bau des Achsenstranges wurde außer bei der Ratte noch bei zahlreichen anderen Säugethieren von mir festgestellt, so bei *Vesperugo noctula*, *Rhinolophus*, dem Maulwurf, Hengst, Schwein, Stier, Schafbock, Fischotter, Hund u. a. m.

Durch den Nachweis einer fibrillären Struktur des Achsenstranges gewinnt nun die von mir oben mitgetheilte, an den Spermatozoen von *Vesperugo noctula* und *pipistrellus* gemachte Beobachtung sehr an Bedeutung; aus derselben ging hervor, dass dem Achsenfaden unzweifelhaft Kontraktilität innewohnt. Denn hierdurch ist bewiesen, dass auch an den Spermatozoen der Säugethiere der kontraktile Theil des Elementes sich aus feinsten Elementarfibrillen zusammensetzt, welche das kontraktile Organ von Anfang bis zu Ende kontinuierlich durchsetzen und sich im Übrigen genau so verhalten, wie es von mir an den kontraktilen Theilen der Samenelemente der Vögel (25), Reptilien, Amphibien und Fische (29), wie auch der Wirbellosen (30) nachgewiesen ist. Auf die Tragweite dieser That-sachen für die Lehre von den kontraktilen Substanzen habe ich an anderer Stelle (31) schon genügend hingewiesen und kann ich hier nicht weiter darauf eingehen.

Die beiden Hälften, in welche sich, wie oben ausgeführt, der Achsenstrang im Verbindungsstück des noch nicht ausgebildeten Hodenelementes so leicht spaltet, sind nun schon an den ausgereiften, völlig unversehrten Spermatosomen aus dem Nebenhoden von *Rhinolophus Ferrum equinum* K. u. Blas. sichtbar und anscheinend von einander getrennt. Untersucht man die Elemente aus dem Nebenhoden dieses Chiropters nach Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe (Taf. XIII, Fig. 29), so erkennt man bei Flächenansicht des abgeplatteten Kopfes, dass der vordere Theil der Geißel, welcher von dem Kopfe durch einen schmalen Hals getrennt ist, von zwei dunklen fadenartigen Linien gebildet wird, welche zwischen sich einen länglichen hellen, nach hinten sich verschmälernden Raum fassen. Nach hinten hin konvergiren diese Linien allmählich, so dass der helle Raum zwischen denselben verschwindet. Die Kontouren dieser dunklen Linien sind nun meist nicht glatt, sondern durch Verdickungen etwas rauh, bisweilen sogar deutlich quergeriffelt. Durch Zusatz von Sublimatlösung tritt diese Quer-



riffelung noch deutlicher hervor, während die dunklen Linien an Schärfe der Begrenzung verlieren und auch der helle Raum sich verkleinert. Besonders gegen den Hals hin markiren sich am Ende dieser Linien zwei dunklere knötchenartige Punkte (Fig. 29, 30, 34 *gg*). Bei Konservirung in Glycerin indessen wird die Querzeichnung fast ganz unsichtbar, während die Fäden sehr scharf hervortreten (Fig. 30). Bei Kantenstellung des Kopfes erscheint dieser Abschnitt der Geißel deutlich schmaler, und statt des breiten hellen Raumes ist nur eine sehr feine helle Linie wahrzunehmen. Nach hinten hin grenzt sich, wie oben bereits erwähnt, das abgeplattete Verbindungsstück nur sehr undeutlich ab, so dass es allmählich in das Hauptstück überzugehen scheint. In der Nähe der Grenze findet sich an dem Verbindungsstück oft eine kugelige Protoplasmamasse (Fig. 29). Auf den ersten Blick macht es nun den Eindruck, dass die beiden dunklen Linien den zweien vorn von einander getrennten fadenartigen Hälften des Achsenstranges entsprechen. Es ist dies auch in der That der Fall und ist nicht etwa der helle Raum als optischer Ausdruck des Achsenfadens oder eines Lumens desselben aufzufassen. Denn in Macerationspräparaten ist es mir gelungen, die beiden Fäden von einander getrennt zu sehen (Fig. 35). Auch in einfachen Deckglas-Trockenpräparaten, welche in der Weise hergestellt waren, dass mit 0,75 %iger Kochsalzlösung verdünntes, zuvor nicht fixirtes Sperma langsam angetrocknet und sodann mit Safranin gefärbt wurde, traf ich mehrmals Spermatozoen, an welchen sich die intensiv gefärbten Fäden von einander abgelöst hatten (Fig. 33, 34). Auffällig ist nur, dass diese Trennung schwer erfolgt, und daher selten beobachtet wird. Es erklärt sich dies wohl hauptsächlich dadurch, dass jeder Faden von einer Hülle umgeben ist, welche sich auch in den Raum zwischen den beiden Fäden erstreckt. Möglich auch, dass die beiden fadenartigen Hälften des Achsenstranges noch unter sich durch ein schmales Zwischenband mit einander zusammenhängen, obgleich ich hiervon an den isolirten Fäden nichts wahrnehmen können. Auch diese Hülle, welche allerdings nur eine geringe Dicke besitzt, entbehrt nicht einer spiraligen Struktur, wie die regelmäßigen Verdickungen zeigen. Dass die Hülle sich auch über den Spaltraum erstreckt, geht daraus hervor, dass in Deckglas-Trockenpräparaten, welche mit Gentionaviolett gefärbt sind, die helle Mittellinie zuerst verschwunden ist und der vordere Theil der Geißel ziemlich gleichmäßig gefärbt erscheint. Nur wenn die Färbung abblasst, erscheinen die beiden Fäden wieder. Bei der zarteren Safraninfärbung treten dieselben von Anfang an um Vieles deutlicher hervor.

Diese schon früher (48) aphoristisch von mir mitgetheilten Beob-

achtungen über einen fibrillären Bau des Achsenstranges bei den Säugethieren sind inzwischen von NIESSING (8) (für Ratte und Stier) und von JENSEN (17) (für die Ratte) bestätigt worden. Beide Beobachter haben durch Zusatz von 1%iger Essigsäure zu den Hodenpräparaten die Fibrillen des Achsenstranges darstellen können. Dass FÜRST (7) bei seinen Untersuchungen diese Struktur nicht hat beobachten können, nimmt mich nicht Wunder; denn so ohne Weiteres, noch dazu an Spirituspräparaten, ist dieselbe nicht sichtbar.

Bei der Nachprüfung der Beobachtungen JENSEN's habe ich auch die Essigsäure in Anwendung gezogen; ich muss sagen, dass dieselbe ein ganz ausgezeichnetes Mittel ist, um die fibrilläre Struktur des Achsenstranges im Verbindungsstück zu demonstrieren. Übt man, nach Zusatz von 1%iger Essigsäure zu dem Hodenpräparat, wie JENSEN empfiehlt, einen Druck auf das zuvor fixirte Deckgläschen aus und färbt man dann mit Gentianaviolett, so ist fast ausnahmslos an allen Spermatozoen der Achsenstrang in Fasern zerlegt; häufig bilden dieselben zierliche Schleifen oder sind zu unregelmäßigen Knäueln zusammengewirrt, wie es JENSEN in hübscher Weise abgebildet hat (17, Taf. XXIII, Fig. 30, 32, 33; Taf. XXIV, Fig. 39). Ich konnte meist neun Fasern zählen, mehrmals jedoch noch einige mehr. Auch dann noch zeigten die Fädchen ungleiche Dicke, so dass noch eine weitere Zusammensetzung der dickeren Fasern aus feineren Elementen wahrscheinlich ist. Das Aussehen dieser Fibrillen, ihre Feinheit, Elasticität und Biegsamkeit ist genau dieselbe, wie ich sie bei anderen Thieren, z. B. den Vögeln (25) und Insekten (30) bereits genauer beschrieben habe. Immer sind diese Elementarfibrillen bei dieser Behandlung im Endknöpfchen und am Anfang des Hauptstückes, in welches letztere sie eintreten, vereinigt. Alle Fasern und Fibrillen erstrecken sich also ohne Unterbrechung von dem Endknopf bis zum Hauptstück; frei hervorstehende Fibrillenenden werden niemals angetroffen, es müsste denn sein, dass eine Fibrille einmal zufällig zerrissen ist, was selten vorkommt. Die beiden feinsten Fibrillen in Fig. 39 auf Taf. XXIV des JENSEN'schen Werkes (17) sind daher wohl nur aus dem Grunde von diesem Autor frei endigend gezeichnet, weil er den weiteren Verlauf derselben ihrer äußersten Feinheit wegen im ungefärbten Präparat nicht wahrnehmen konnte. Die Fibrillen in dem Hauptstück weiter zu verfolgen und auch hier zu isoliren, ist weder JENSEN noch NIESSING gelungen; denn die resistente Hülle dieses Abschnittes widersteht der Einwirkung der Essigsäure und verhindert dadurch eine weitere Zerfaserung des Achsenstranges.

JENSEN erwähnt noch eine weitere Eigenthümlichkeit des Achsenstranges bei der Ratte, welche bei Zusatz von Essigsäure zu dem

Hodenpräparat hervortritt (17, p. 387), und welche darin besteht, dass nach Auflösung der Spirale in dem Achsenstrang im Bereiche des Verbindungsstückes ein Lumen sichtbar wird.

Auch diese Mittheilung JENSEN's habe ich einer Nachprüfung unterworfen. Bei Zusatz von Essigsäure zu dem Hodenpräparat findet allerdings eine Verbreiterung des Achsenstranges statt; die Kontouren desselben treten als dunkle Linien sehr scharf hervor, wie JENSEN es auf Taf. XXII, Fig. 10 und 11 abbildet. Diese Linien sind meist so scharf begrenzt und heben sich so sehr von der hellen breiten Mittellinie ab, dass man geneigt sein könnte, dieselben für die beiden parallel neben einander liegenden, ein wenig von einander getrennten Fibrillenbündel zu halten. Es ist dies auch häufig der Fall, wenn sich die eine Linie aus ihrem geraden Verlaufe etwas seitlich abgelenkt hat. Da die Linien aber Anfangs, bevor diese wirkliche Zerspaltung eintritt, stets parallel neben einander liegen und diese parallele Lagerung in ganzer Ausdehnung des Verbindungsstückes auch bei einer im Präparat hervorgerufenen, nicht zu starken Bewegung bewahren, kann diese Erscheinung nur darin begründet sein, dass im Achsenstrang eine Rindenschicht von einem hellen Inneren scharf abgegrenzt ist; die beiden parallelen dunklen Linien stellen den optischen Längsschnitt durch die Rinde dar. Die volle Gewissheit nun, dass der Achsenstrang in der That röhrenförmig ist, erhielt ich aus dem Querschnittsbild solcher Achsenfäden, welche noch einem um ein Geringes früheren Entwicklungsstadium angehörten. Es sind die von der Spirale befreiten Achsenfäden dann noch nicht so elastisch geworden, wie später, erscheinen vielmehr weich und nachgiebig und meist unregelmäßig hin und her gebogen. Auf solchen Strecken nun, welche genau vertikal gestellt waren, erschien der optische Querschnitt in Gestalt eines dunklen Ringes, welcher ein helles Lumen umgiebt. Es ist mir sogar gelungen, die helle Innenmasse durch Färbung sichtbar zu machen. Wie oben angeführt, spaltet sich der röhrenförmige Mantel bei weiterer Essigsäure-Einwirkung leicht in zwei, dann fadenartig erscheinende Hälften. Wandte ich nun mit Gentianaviolett versetzte Essigsäure an, so erkannte ich an Stellen, wo die Trennung noch nicht zu weit vor sich gegangen war, zwischen den beiden Fäden eine sehr schwach violett gefärbte, wenig deutlich kontourirte, sehr zarte Masse, welche kontinuierlich in den hellen Inhalt des noch nicht gespaltenen Theiles des Achsenfadens übergang. Es wird der Achsenfaden der noch nicht reifen Spermatozoen mithin von einer Rindenschicht und einer davon umschlossenen Inhaltsmasse gebildet. Die Inhaltsmasse quillt durch Essigsäurezusatz auf und treibt dadurch die Rinde aus einander. Mit



fortschreitender Reife des Spermiosoms scheint die Quellbarkeit nachzulassen oder ganz aufzuhören.

Diese letzteren Mittheilungen gelten für die noch nicht entwickelten Samenkörper der Ratte. Ob aber in den Achsensträngen der ausgebildeten Spermatozoen ein Lumen vorhanden ist, lasse ich dahingestellt; jedenfalls ist es, wenn vorhanden, wohl nur noch sehr gering. Ob ferner die Deutung, welche JENSEN (17) dem hellen, im Anfangsstück der Geißel bei der Ratte sichtbaren Streifen gegeben hat, auch für das ausgereifte Spermiosom dieses Thieres Geltung hat, scheint mir zweifelhaft. In meiner ersten Mittheilung (18) habe ich gesagt, dass diese längliche hellere Stelle, die ihrem Aussehen nach an ein Nadelöhr erinnert, dadurch hervorgerufen wird, dass die beiden Fibrillenbündel des Achsenstranges ein wenig auf eine kurze Strecke von einander abrücken. In mit Genthianaviolett tingirten Deckglas-Trockenpräparaten von Macerationen sehe ich nämlich, dass an dieser Stelle der von der Hülle befreite Achsenstrang unterhalb des Endknöpfchens auf eine kurze Strecke in zwei sehr scharf hervortretende Fäden aus einander geht, welche durch einen schmalen hellen Spalt von einander getrennt sind. Wenn diese helle Stelle, wie JENSEN will, einfach durch eine Ausbuchtung des Lumens entstände, so könnte in den gefärbten Deckglas-Trockenpräparaten nicht ein so scharf begrenzter, heller, ungefärbter Raum hier sichtbar werden.

Auch das lasse ich noch unentschieden, ob ein Lumen sich bei den anderen Säugethieren in den unentwickelten und den ausgereiften Spermatozoen wird nachweisen lassen; auch dürfte dieser Nachweis für die kleineren Spermatozoenformen sehr schwierig sein. Jedenfalls kann die röhrenförmige Beschaffenheit des Achsenstranges nicht als sehr wesentliches Strukturverhältnis betrachtet werden, da dieselbe manchen Formen fehlt, wie ich an dem aus zwei neben einander liegenden Fäden bestehenden vorderen Theil der Geißel von *Rhinolophus* gezeigt habe.

Im Übrigen muss ich das von JENSEN gegebene Querschnittsschema des Baues des Achsenstranges (17, Taf. XXIV, Fig. 43) für das noch nicht ganz ausgereifte Gebilde als zutreffend bezeichnen. JENSEN stellt sich danach den Bau des Achsenstranges folgendermaßen vor (17, p. 391): »Aus den Spaltungsbildern lässt sich mit Recht der Schluss ziehen, dass der mit Lumen versehene Achsenfaden (NB. des Hodenelementes), der übrigens ganz homogen aussieht, in Wirklichkeit aus mehreren, neben einander liegenden feineren Fasern zusammengesetzt ist. Die näheren Verhältnisse dieser Struktur fasse ich in folgender Weise auf. Die fibrilläre Zusammensetzung kommt der Wand des Achsenfadens

zu. Die letztere besteht erstens aus zwei Hälften, die mittels einer leicht löslichen Kittsubstanz verbunden sind. Denn nicht allein spaltet sich der Achsenfaden leicht der Länge nach in zwei gleich große Theile, sondern diese Hälften müssen auch sehr wohl gegen einander abgegrenzt sein; im entgegengesetzten Falle müsste man ja erwarten, dass sie, bei der Spaltung des Achsenfadens in zwei, öfters durch feinere, von der einen zur anderen Hälfte gehende Fasern zusammenhängen. Dies erinnere ich mich aber nicht beobachtet zu haben; wenigstens muss ein solcher Fall sehr selten sein<sup>1</sup>. — Jede der beiden Hälften kann man sich weiterhin als aus mehreren größeren Theilen bestehend denken, welche die ganze Dicke der Wand des Achsenfadens einnehmen und ebenfalls mittels Kittsubstanz verbunden sind. Nicht so selten fand ich nämlich, dass der Achsenfaden in mehrere gröbere Fasern gespalten war, welche eben so dick als die Wand des Achsenfadens waren. Auch diese Theile sind ohne Zweifel gut gegen einander abgegrenzt; sie trennen sich indessen nicht so leicht, wie die Hälften in toto. Gewöhnlich sind jedoch die Theile oder Fasern, in welche sich jede Hälfte spaltet, viel dünner als die Wand des Achsenfadens, übrigens von verschiedener Feinheit, oft so fein, dass sie kaum zu erkennen sind. Ich muss dem zufolge annehmen, dass die einzelnen Abtheilungen jeder Hälfte wiederum aus einer Anzahl durch Kittsubstanz verbundener Fäserchen bestehen, welche wahrscheinlich alle von ganz außerordentlicher Feinheit sind; denn dass einige Fäserchen dicker als andere erscheinen, rührt gewiss nur daher, dass der Spaltungsprocess keineswegs gleichmäßig vor sich geht; in einigen Fällen ist derselbe weniger weit fortgeschritten, als in anderen, so dass mehrere der sehr feinen Fasern noch mit einander verbunden sind und machen dann dieselben den Eindruck einer einzigen dickeren Faser; es ist denn auch eine der gewöhnlichsten Erscheinungen, dass sich eine solche verhältnismäßig grobe Faser streckenweise in zwei oder mehrere dünnere Fasern spaltet. Ob ich wirklich die allerfeinsten Fibrillen des Achsenfadens beobachtet habe, ist zweifelhaft. Vielleicht repräsentiren die dünnsten von mir observirten doch Bündel von noch feineren Fibrillen.«

Diese Vorstellung deckt sich mit der von mir zuerst (18) gegebenen Schilderung. Die beiden Hälften der Wand entsprechen den von mir beschriebenen beiden Fibrillenbündeln. Auch über die Wahrscheinlichkeit einer weiteren Zusammensetzung der Elementarfibrillen sind die von mir z. B. bei den Vögeln (25, p. 445) gemachten Beobachtungen zu vergleichen.

<sup>1</sup> Auch nach meinen Erfahrungen wird dies nur selten beobachtet.

An dieser Stelle möchte ich eine Bemerkung einfügen über eigenthümliche doppelschwänzige Spermatozoen, welche ich in Deckglas-Trockenpräparaten, wenn auch nur in sehr seltenen Fällen, z. B. bei dem Schwein beobachtete (Taf. XIV, Fig. 76). Der Kopf dieser Gebilde ist merklich größer als der der gewöhnlichen Spermatozoen; an dem Hinterende derselben inseriren zwei Geißeln, die in dem gezeichneten Präparate nur im Verbindungsstück getrennt sind, hinten dagegen vereinigt oder, was wahrscheinlich ist, durch den Process des Eintrocknens nur mit einander verklebt sind. Ich habe derartige Formen auch mit zwei ganz freien, von einander getrennten Geißeln gesehen. Die Insertionsverhältnisse der beiden Geißeln waren nicht klar zu erkennen. Eine Verwechslung mit zwei, nur mit ihren Köpfen an einander gelagerten Spermatozoen ist in diesen Deckglas-Trockenpräparaten ausgeschlossen, weil derartige Zusammenlagerungen sofort durch die Färbung erkannt werden. Welche Bedeutung diese eigenthümlichen Gebilde haben, die wohl nur Monstrositäten darstellen, ob dieselben, was wahrscheinlich erscheint, in Verbindung zu bringen sind mit den von v. LA VALETTE ST. GEORGE, BOLLES LEE und mir (25, p. 451) beobachteten »Riesenspermatozoen« (v. LA VALETTE ST. GEORGE), das lasse ich dahingestellt.

### Hals und Halsstück.

Wie oben (p. 229) von mir ausgeführt wurde, stößt an den Spermatozomen von *Vesperugo noctula* der vordere Rand des Verbindungsstückes nicht unmittelbar an den Hinterrand des Kopfes, sondern ist von dem letzteren durch eine breitere Lücke getrennt (Taf. XIII). In diese Lücke setzt sich der Achsenstrang fort, um sich mit einem Endknöpfchen<sup>1</sup> durch Vermittelung einer geringen Kittsubstanz, wie ich gezeigt habe, in einem Grübchen am Hinterrande des Kopfes festzuheften. Diese quere Spalte will ich als »Hals« bezeichnen, während ich den die Lücke durchsetzenden und hier entblößten Theil des Achsenstranges als »Halsstück« des Achsenstranges (»Hals« nach EIMER [2]) benennen möchte.

<sup>1</sup> F. HERMANN (Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIV. 1889. p. 86, 87) hat dieses Endknöpfchen am Achsenfaden der Sägethierspermatozoen als besonderen Abschnitt unterschieden und mit dem Namen »Mittelstück« belegt, eine Bezeichnung, welche von SCHWEIGGER-SEIDEL ursprünglich dem jetzt als »Verbindungsstück« bezeichneten Abschnitt gegeben war. Diese Unterscheidung am ausgebildeten Spermatozom ist indessen keineswegs gerechtfertigt, da das Endknöpfchen immer einen integrierenden Bestandtheil des Achsenfadens selbst bildet. Auch ist dieses Endknöpfchen nicht identisch mit dem »Halsstück« des Achsenfadens.



Diesen bei den Chiropteren erhaltenen Befund glaubte ich in meiner ersten Publikation (18, p. 364) verallgemeinern zu dürfen, und habe ich dort erwähnt, dass im Halse der Säugethierspermatozoen der Achsenfaden stets frei zu Tage tritt. Bekanntlich ist der Spaltraum zwischen Kopf und Verbindungsstück, wie schon ältere Beobachter hervorgehoben haben, bei den einzelnen Säugethierarten sehr verschieden ausgebildet. Bei manchen, wie z. B. bei dem Stier (Taf. XIV, Fig. 77, 78; Taf. XV, Fig. 92) ist er sehr schmal, während er bei anderen sehr deutlich sichtbar ist und bei den Chiropteren (Taf. XIII) ja eine auffällige Breite erlangt.

JENSEN hat mich nun darauf aufmerksam gemacht, dass bei manchen Säugern überhaupt kein »Halsstück« des Achsenfadens vorhanden ist, dass vielmehr das Endknöpfchen hier zusammenfällt mit dem Ende des Verbindungsstückes. Dieser Forscher beruft sich hierbei auf Beobachtungen an der Ratte (17, p. 386): »Nach vorn endet der Achsenfaden mit einem weiteren Knöpfchen, das viel stärker lichtbrechend ist als der übrige Achsenfaden. Gerade hinter diesem Knöpfchen beginnt der Spiralfaden. Das Knöpfchen, das somit bei den Samenkörpern der Ratte für sich allein auch das vorderste Ende des ganzen Schwanzes bildet, findet sich bei den ganz frischen Elementen; dasselbe ist etwas stärker lichtbrechend — beim Herabschrauben des Tubus dunkler — als die Querstreifen. Durch Goldchlorid wird es eben so wenig gefärbt, wie der Achsenfaden selbst.

Mit diesem kleinen vordersten Stück hängt nun der Schwanz nicht unmittelbar mit dem Kopfe zusammen; zwischen letzterem und dem Knöpfchen findet sich in frischem Zustande konstant ein sehr kleiner Zwischenraum, der einem ähnlichen, aber größeren Zwischenraum bei den Samenkörpern des Pferdes und des Schafes entspricht, und ohne Zweifel wie dieser von einer durchsichtigen verbindenden Substanz eingenommen ist.«

Durch diese Bemerkung veranlasst, habe ich die Samenkörper der Ratte einer nochmaligen Untersuchung unterzogen, und kann ich nach den Befunden, welche ich an mit Anilinfarben tingirten Deckglas-Trockenpräparaten erhalten habe, den Worten JENSEN's für die Elemente der Ratte beistimmen. Bei nicht zu intensiver Färbung tritt das dunkel tingirte Endknöpfchen am Ende des Verbindungsstückes sehr deutlich hervor und wird von dem Hinterrande des Kopfes durch eine schmale hellglänzende Substanz getrennt, welche jedenfalls eine Kittsubstanz darstellt. Bei Maceration löst sich diese Kittsubstanz auf, so dass Kopf und Endknopf getrennt werden. Bei der Ratte ist also kein »Halsstück« vorhanden und wird der »Hals«, d. i. der schmale Raum zwischen Kopf

und Verbindungsstück, nur von der Kittsubstanz ausgefüllt. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass auch noch bei anderen Säugethieren das gleiche Verhalten besteht. So scheint mir auch bei dem Meerschweinchen, bei welchem die Geißel bekanntlich seitlich am Hinterrande des Kopfes inserirt, kein Halsstück nachweisbar zu sein.

Für bei Weitem die meisten von mir daraufhin untersuchten Säugethiere trifft dies Verhalten indessen nicht zu. JENSEN (17) allerdings behauptet das Gleiche auch von den Spermatosomen des Hengstes und des Schafbockes; ich werde hierauf sogleich zurückkommen.

In meiner vorläufigen Mittheilung (48, p. 365) hatte ich nun weiterhin ausgeführt, dass »das Halsstück vieler Säugethiere nicht ein einfacher Faden ist, sondern von zwei Fäden gebildet wird. An besonders günstigen Objekten, wie z. B. an den Spermatozoen des Ebers, sieht man, besonders wenn der Kopf abgefallen ist, dass aus dem Verbindungsstück zwei feine Fäden hervorkommen, welche gegen den Kopf hin etwas divergiren und von denen jeder mit einer dunklen, rauhen, knöpfchenförmigen Verdickung endigt. Mit dieser Verdickung befestigen sie sich am hinteren Ausschnitt des abgeplatteten Kopfes. Sehr deutlich sah ich diese beiden Fäden an fast allen noch nicht ganz ausgebildeten Spermatozoen aus dem Hoden des Schafbockes (Taf. XV dieser Arbeit, Fig. 94) und äußerst instruktiv an kopflosen Samenkörpern vom Maulwurf (Taf. XV, Fig. 96—99). Es waren hier die Fäden bisweilen nach entgegengesetzten Richtungen umgebogen und ließen sich meistens noch eine Strecke weit in das Verbindungsstück hinein getrennt verfolgen. Jeder Faden ist an der Spitze mit einem rauhen Knöpfchen versehen.«

Auch JENSEN erwähnt diese beiden Fäden an den Spermatosomen des Schafbockes, giebt denselben aber eine ganz andere Deutung (17, p. 443). »Zwischen Schwanz und Kopf sieht man, wie an den Samenkörpern des Pferdes eine deutliche, von einer ganz klaren Substanz eingenommene Zwischenpartie, die konstant vorkommt und auch bei den noch nicht entwickelten Samenkörpern des Hodens vorhanden ist. An jeder Seite ist dieselbe von einer feinen dunklen Linie begrenzt, die sich vom Umkreis des vorderen Schwanzendes in gerader Richtung bis an den Kopf erstreckt, und die ich nur als den optischen Ausdruck einer feinen Membran auffassen kann.

Die feinen Linien hat schon SCHWEIGGER-SEIDEL beobachtet; sie machen einen Theil seiner »Grenzschicht« aus; unwahrscheinlich ist es wohl auch nicht, dass die Membran sich weiter am Kopf und Schwanz fortsetzt.«

In einer Anmerkung sagt JENSEN (17, p. 444), dass man vielleicht

oder vielmehr wahrscheinlich ähnliche Linien an den Samenkörpern des Pferdes finden wird, dass er selbst hierüber aber keine Untersuchungen mehr anstellen konnte. JENSEN unterzieht sodann meine Mittheilung einer eingehenden Kritik. Da jede Bemerkung dieses äußerst sorgfältigen und gewissenhaften Beobachters die größte Beachtung verdient, habe ich es unternommen, diese recht schwierig zu entscheidende Frage einer erneuten Prüfung zu unterziehen, wenngleich ich derselben nur sehr wenig Bedeutung beilege. Um ein Urtheil über die bestehenden Differenzen zu ermöglichen, kann ich nicht umhin, die Ausführungen JENSEN's hier wörtlich zu citiren (47, p. 444):

»Wenn BALLOWITZ annimmt, dass das Endknöpfchen aus zwei neben einander liegenden Knöpfchen bestehe, so hat er vermuthlich ähnliche Bilder, wie ich von den Samenkörpern der Ratte, vor sich gehabt; nur hat man sich hierbei das eine Paar knöpfchenähnlicher Theile weg, oder mit dem anderen verschmolzen zu denken, so dass nur ein Paar »Knöpfchen« vorhanden sind. Die letzteren sind nun meiner Meinung nach nicht als zwei getrennte Theile aufzufassen und verweise ich in dieser Beziehung darauf, was ich früher (p. 390)<sup>1</sup> angeführt habe. Das

<sup>1</sup> JENSEN sagt hier: »Durch genauere Untersuchung entdeckte ich, dass das (End-)Knöpfchen bei den Samenkörpern der Ratte eigentlich aus zwei Partien, und zwar aus einer größeren vorderen, und einer kleineren hinteren besteht, die durch einen kleinen Zwischenraum von einander getrennt sind. Beide sind gleich stark glänzend und offenbar von sehr fester Beschaffenheit. Diese beiden Abschnitte fand ich dann auch bei den ganz frischen Samenkörpern wieder. An einem Präparat, das einen Tag lang in 40/0iger Essigsäure gelegen, kam mir ferner ein Fall vor, wo sich diese beiden Partien abermals in zwei neben einander liegende Theile getrennt zu haben schienen. Man darf jedoch kaum annehmen, dass jede Partie in der That wieder aus zwei besonderen Theilen bestehe. In diesem Falle würde die starke Verbindung mittels des Knöpfchens weniger leicht zu erklären sein. Die Sache ist dagegen in der Weise aufzufassen, dass die beiden Abschnitte des Knöpfchens ringförmig sind, und nur bei mittlerer Einstellung den Eindruck machen, als ob jede derselben aus zwei separaten Seitentheilen gebildet sei. In frischem Zustande haben sie einen kleineren Durchmesser und lassen dann keine Ringform erkennen. Ihre centrale Partie ist jedoch wohl unter allen Umständen von einer anderen Beschaffenheit als die periphere.« Diese Beobachtungen JENSEN's sind gewiss richtig und liegt es mir fern, dieselben anzweifeln zu wollen. Indessen liegen bei der Ratte ganz besondere Verhältnisse dadurch vor, dass hier das Endknöpfchen zusammenfällt mit dem vorderen Ende des Verbindungsstückes. Ich gebe auch zu bedenken, ob nicht die hintere von JENSEN erwähnte Partie des Knöpfchens schon das Anfangsstück der Hülle des Verbindungsstückes ist, das häufig sehr resistent und von etwas anderem Aussehen als die übrige Hüllenmasse angetroffen wird (vgl. meine Bemerkung über »Schluss scheiben« p. 246). Die Gestalt des Endknopfes mag hier, vor Allem in seinem hinteren Theile, sehr wohl ringförmig sein, wenn ich auch glaube, dass in dem einen von JENSEN berichteten Falle durch die längere Einwirkung der Essigsäure schon eine Lockerung der beiden Fibrillenbündel im



knöpfchenartige Ende des Achsenfadens ist also weiter gewesen, so dass es das Aussehen hatte, als bestehe es aus zwei besonderen, neben einander liegenden Knöpfchen. Vielleicht ist dies nur einer Alteration zuzuschreiben, vielleicht können auch derartige Fälle in frischem Zustande vorkommen. Dabei ist auch die unmittelbar hinter dem Knöpfchen liegende Partie des dünnen Achsenfadens trichterförmig erweitert gewesen; das Lumen des Achsenfadens, welches sich sonst nicht zeigt, ist hier zum Vorschein gekommen und die Seitentheile dieser Partie sind dann als zwei divergirende Fäden erschienen; ja — und diese Annahme ist vielleicht die richtigere — die beiden Seitenhälften des Achsenfadens sind hier gänzlich von einander getrennt gewesen. Diese kleine Partie hinter den beiden scheinbaren Knöpfchen bildet nicht das »Halsstück«; letzteres liegt vor den vermeintlichen Knöpfchen, zwischen denselben und dem Kopf, und wird nicht vom Achsenfaden, sondern, wie vorerwähnt, von einer klaren, durch dunklere Linien eingefassten Substanz eingenommen. B. hat — ich kann mich dieses Gedankens nicht erwehren — die hinter dem Knöpfchen liegende Partie mit dem davorliegenden »Halsstück« oder dem obbenannten Zwischenraum verwechselt. Und die Ursache dieser Verwechslung liegt sicherlich darin, dass B. seine Aufmerksamkeit allzu sehr auf Samenkörper mit abgefallenem Kopf gerichtet, und somit nicht bemerkt hat, dass die hinter dem Knöpfchen liegende Partie keineswegs der Partie zwischen dem Schwanz und Kopf der intakten Samenkörper entspricht. Hierzu kommt, dass es wirklich den Eindruck macht, als ob sich zwei feine Fäden — die freilich nicht divergiren und auch nicht mit knöpfchenförmigen Verdickungen endigen — im Raume zwischen Kopf und Schwanz fänden, nämlich die erwähnten dunklen Linien, welche diese Zwischenpartie seitlich begrenzen. Diese Linien hat wahrscheinlich B. gesehen, dieselben als Fäden gedeutet, und mit den beiden Seitenhälften des Achsenfadens hinter dem Knöpfchen zusammengeworfen.«

Diesen Ausführungen JENSEN's kann ich nun nicht beistimmen, da mich meine erneuten Untersuchungen zu folgenden Resultaten geführt haben.

Zunächst kann ich mich nicht damit einverstanden erklären, dass »die kleine Partie hinter den beiden scheinbaren Knöpfchen nicht

Endknopf stattgefunden hat. Ich werde indessen nachweisen, dass bei anderen Säugern ganz bestimmt zwei Endknöpfchen vorhanden sind, und dass JENSEN nicht berechtigt ist, diese besonderen bei der Ratte vorliegenden, und hier vielleicht durch die absonderliche Gestalt des Kopfes hervorgerufenen Insertionsverhältnisse auch auf die übrigen Säugethiere zu übertragen.

das „Halsstück“ bildet, letzteres vielmehr vor den vermeintlichen Knöpfchen, zwischen denselben und dem Kopf liegt und nicht vom Achsenfaden, sondern von einer klaren, durch dunklere Linien eingefassten Substanz eingenommen wird. Denn ich habe in meiner ersten Mittheilung (18, p. 364) den Begriff des »Halsstückes« des Achsenfadens dahin definirt, dass es den Theil des Achsenfadens bildet, welcher an dem vorderen Ende der Hülle des Verbindungsstückes frei hervortritt und den Hals durchsetzt, um sich mit dem Kopfe zu verbinden (cf. Vesperugo Taf. XIII). Dass JENSEN nun unter »Halsstück« den nur von der hellen Kittsubstanz eingenommenen Raum zwischen Endknopf und Kopf verstanden wissen will, kann ich nicht gut heißen. JENSEN wird in der Auffassung dieser Verhältnisse offenbar zu sehr geleitet von dem bei der Ratte erhaltenen Befunde, an deren Spermatozoen eben kein »Halsstück« in meinem Sinne nachweisbar ist.

Ferner muss ich hervorheben, dass die Untersuchungsmethode, welche JENSEN angewandt hat, für die Entscheidung dieser Fragen nicht sehr geeignet ist. Denn, frisch oder nach Fuchsinfärbung untersucht, ist die Substanz des Kopfes, besonders im hinteren Theile, so stark lichtbrechend, dass dadurch das oder die dem Hinterrande des Kopfes anliegenden Endknöpfchen verdeckt und völlig unsichtbar werden. Auch die Linien im schmalen Halse sind bei noch erhaltenem Kopfe dann so zart, dass sich ein Urtheil über deren Bedeutung schwer fällen lässt. Sodann erscheint meist das vorderste quer abgestutzte Ende des Verbindungsstückes stärker lichtbrechend, so dass hierdurch ein Endknopf vorgetäuscht werden kann. Dies wird in Hodenpräparaten um so leichter möglich, als sich hier bei Alteration der Spiralbildung von derselben vorn oft eine oder einige wenige stark lichtbrechende Spiraletouren am längsten erhalten (Taf. XIV, Fig. 82, 83, 84). So finde ich unter meinen älteren Notizen mehrmals die Angabe, dass sich gerade beim Hengst an Hodenpräparaten von der Spiralbildung häufig nur die erste Windung dicht unterhalb des Halses erhält in Gestalt eines dunklen Querriffels, der bisweilen fast kragenartig erscheint (vgl. auch meine Bemerkung über »Schlusscheiben« des Verbindungsstückes p. 246). Ohne Zweifel hat JENSEN dies für den Endknopf des Achsenfadens gehalten (vgl. seine Taf. XXIV, Fig. 45—55 *Kn*, Hodenelemente vom Hengst). Auch der Achsenfaden setzt sich nach den älteren Zeichnungen, welche ich besitze, und welche gleichfalls von Hodenpräparaten des Hengstes angefertigt wurden (Taf. XIV, Fig. 82, 83), im Halse mit zwei Fädchen fort, um am Kopfe mit den Endknöpfchen zu enden. Diese beiden Endknöpfchen, welche oft deutlich getrennt sind, werden

aber erst an den Geißeln deutlich sichtbar, von welchen der Kopf abgefallen ist (Fig. 83).

Ich habe nun eine Methode gewählt, welche zur Entscheidung dieser Frage sehr geeignet ist und Resultate liefert, die meiner Ansicht nach keine andere Deutung zulassen. Ich fertigte nämlich von frisch durch Osmiumsäuredämpfe fixirtem Material Deckglas-Trockenpräparate an, welche entweder nur schwach mit Gentianaviolett oder Safranin gefärbt oder nach intensiver Färbung längere Zeit dem Licht ausgesetzt wurden, bis ein gewisser Grad von Entfärbung eingetreten war; das Letztere ist vorzuziehen. Alsdann ist der Anfangs intensiv tingirte Kopf wieder etwas verblasst, meist bis auf die beiden hinteren Kanten und den dazwischen liegenden intensiv gefärbten Endknopf. Man kann daher die Lage des letzteren und damit das vordere Ende des Achsenfadens ganz genau bestimmen. Es ist selbstverständlich, dass in diesem Sinne nicht alle Präparate gelingen und die zu beschreibenden Verhältnisse durchaus nicht an jedem Spermatozoenkopf deutlich werden.

So stellen Fig. 77 und 78 zwei Köpfe aus dem Nebenhoden des Stieres mit dem vorderen Theil der Geißel aus einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparate dar. Der sehr schmale Hals (cf. auf Taf. XV, Fig. 92) und die vordere Grenze (*g*) der Hülle des Verbindungsstückes sind sichtbar. Am hinteren Rande des Kopfes sind nur die beiden Ecken und dazwischen ein scharf hervortretender Punkt intensiv gefärbt. Der letztere, unzweifelhaft der Endknopf, setzt sich mit dem Verbindungsstück durch eine im Halse befindliche, in Folge der Schmalheit desselben allerdings schwer sichtbare Linie, das beim Stier äußerst kurze Halsstück des Achsenfadens, in Verbindung. Am isolirten Kopf fehlt der dunkle Punkt, weil sich die Geißel stets mit ihrem Endknopf ablöst; dafür ist der kleine Ausschnitt am hinteren Kopfrande, in welchen sich der Endknopf hineinlegt, um so deutlicher (Fig. 79).

Fig. 69 entstammt einem Deckglas-Trockenpräparate aus dem Sperma des Nebenhodens vom Schafbock. Im Halse (*Hl*) sind zwei durch einen hellen Raum von einander getrennte, allerdings meist nicht sehr deutliche Linien sichtbar. Auch JENSEN bildet diese beiden Linien ab (47, Taf. XXIV, Fig. 56). Von einem Endknopf ist noch nichts zu erkennen, da der Hinterrand des Kopfes noch zu intensiv gefärbt ist. Wohl aber ist dieser Endknopf sehr deutlich an solchen Geißeln, von welchen der Kopf abgefallen war; dieselben wurden in den Präparaten mehrfach beobachtet (Fig. 70). Dieser Endknopf (*Ek*) ist breit und intensiv gefärbt, eine Trennung in zwei Hälften gewöhnlich nur angedeutet. Zwischen ihm und der vorderen Grenze (*g*) der Hülle des Ver-



bindungsstückes sind die beiden durch einen hellen Raum von einander getrennten Fäden meist zu erkennen. Es ist also auch bei dem Schafbocke, entgegen der auf eine unvollkommene Beobachtungsmethode gestützten Annahme JENSEN's, ein sehr deutliches, anscheinend aus zwei Fäden bestehendes »Halsstück« des Achsenfadens nachweisbar. Zur Annahme einer »feinen Membran« (JENSEN) an diesem Abschnitte liegt durchaus kein Grund vor.

Auch an den Spermatozoen des Menschen lässt sich nachweisen, dass der Achsenfaden durch den hier äußerst schmalen Hals hindurchgeht, um mit dem Endknöpfchen sich direkt an den hinteren Kopfrand anzukitten. Fig. 62 und 63 sind Deckglas-Trockenpräparaten entnommen, welche vom Inhalte des Nebenhodens einer frischen Leiche nach Fixirung mit Osmiumsäuredämpfen angefertigt wurden. In Fig. 62 ist die Hülle des Achsenfadens im ganzen Bereich des Verbindungsstückes aufgelöst, wie ich es in diesen Deckglas-Trockenpräparaten vom Menschen häufiger fand, so dass der Achsenfaden frei vom Hinterrande des Kopfes bis zum Hauptstück reicht; ein Endknöpfchen ist aber noch nicht zu erkennen, es wird von dem intensiv gefärbten Kopfe verdeckt. Wohl aber wird dasselbe sofort als breites, dunkel tingirtes, relativ großes Knöpfchen sichtbar, sobald sich der Kopf abgelöst hat (Fig. 63 *Ek*).

Besonders instruktiv sind die Fig. 52 und 53 aus einem mit Safranin gefärbten Deckglas-Trockenpräparate vom Dachs (*Meles Taxus* Blas.). Während an dem frischen, mit Gentianaviolett gefärbten Spermatosom im Halse (Fig. 54 *Hl*) nur zwei Fädchen ohne Endknopf zu erkennen sind, ist an den günstig entfärbten Deckglas-Trockenpräparaten (Fig. 52, 53) im Halse (*Hl*) an der Spitze jedes der beiden gut erkennbaren Fädchen auch je ein intensiv gefärbtes Endknöpfchen sichtbar, welches dicht am hinteren Kopfrande liegt und von demselben nur durch einen sehr schmalen, aber deutlichen hellen Raum getrennt ist; der letztere muss jedenfalls als Kittsubstanz gedeutet werden. Aus dem Umstande, dass die beiden Endknöpfchen (*EkEk*) im Trockenpräparate sehr scharf gesondert erscheinen, geht sicher hervor, dass wirklich zwei Fädchen und zwei Endknöpfchen vorhanden sind. Diese scharfe Sonderung in zwei Endknöpfchen könnte im Deckglas-Trockenpräparate nicht auftreten, wenn das Endknöpfchen hier einfach ringförmig wäre, wie JENSEN will; denn dann müsste diese Verdickung im Trockenpräparate als breite, vor Allem ungetheilte Masse erscheinen.

Mit diesen in Deckglas-Trockenpräparaten erhaltenen Befunden stimmen auch vollkommen die Resultate überein, welche mir die Untersuchung frischer, mit Gentianaviolett gefärbter und sodann untersuch-

ter Spermatozoen, besonders wenn der Kopf von denselben bereits abgefallen war, ergeben hat. Die Tinktion mit einer intensiv färbenden Anilinfarbe empfiehlt sich, weil hierdurch die vordere Grenze (*g*) des sich stark färbenden Verbindungsstückes besser hervortritt. Während man nun an den unversehrten Spermatozoen den Hals und das vordere Ende der Hülle des Verbindungsstückes scharf erkennt, ist das Endknöpfchen noch nicht sichtbar, es wird eben durch den Hinterrand des Kopfes verdeckt. Wohl aber tritt das (einfache oder getheilte) Endknöpfchen stets sehr deutlich und intensiv gefärbt hervor, wenn der Kopf abgefallen ist. Vgl. z. B. Fig. 37, intaktes Spermatosom vom Maulwurf; Fig. 51 dessgleichen vom Dachs; Fig. 63 dessgleichen von Lutra: das Halsstück des Achsenstranges sichtbar, indessen nicht der Endknopf. Fig. 47 vom Maulwurf, Fig. 54, 55 vom Dachs, Fig. 66 von Lutra zeigen dagegen an kopflosen Geißeln die Endknöpfchen sehr deutlich (vgl. auch Fig. 69, 70 vom Schafbock, Fig. 94, 95 auf Taf. XV vom Schwein). An diesen kopflosen Geißeln erscheint dann regelmäßig zwischen dem Endknopf und der vorderen Grenze (*g*) der Hülle des Verbindungsstückes eine verschmälerte, eingeschnürte Stelle von genau der Länge des Halses am unversehrten Spermatosom. In der Mitte der Lücke ist dann regelmäßig das einfache oder doppelte Halsstück des Achsenstranges zu erkennen. Ich verstehe daher nicht so recht, wie JENSEN diese an kopflosen Geißeln so deutliche Lücke hat verkennen und behaupten können, »dass die hinter dem Knöpfchen liegende Partie keineswegs der Partie zwischen dem Schwanz und Kopf der intakten Samenkörper entspricht«. Denn wenn auch hier, wie bei der Ratte, der Endknopf mit dem vorderen Ende des Verbindungsstückes zusammenfiel, woher käme es dann, dass sich an den kopflosen Geißeln regelmäßig diese Lücke hinter dem Endknopf vorfindet, da an den Spermatosomen aus dem Nebenhoden die Hülle des Verbindungsstückes, wie JENSEN selbst hervorhebt, doch so resistent ist und ohne vorherige Maceration selten, und am wenigsten auch gerade an dieser Stelle defekt wird?

Wenn JENSEN die Existenz eines »Halsstückes« bei den Säugethieren leugnet, muss er naturgemäß auch die Theilung dieses »Halsstückes« im Halse in Abrede stellen. Aus obiger Beschreibung der Präparate ist aber schon ersichtlich geworden, dass sich dieselbe leicht nachweisen lässt. Besonders lehrreich sind auf Taf. XIV die Fig. 56, 46 und 48. Fig. 56 ist einem Deckglas-Trockenpräparate entnommen, welches von dem Sperma aus dem Nebenhoden des Dachses, ohne vorherige Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe, nach einfacher Verdünnung mit Kochsalzlösung angefertigt wurde. Die Hülle ist in ganzer Ausdehnung des

Verbindungsstückes in Folge der Behandlung aufgelöst, so dass der Achsenfaden bis zum Hauptstück entblößt ist, während in letzterem die Hülle sich erhalten hat. Während der Achsenstrang nun in der Mitte und im hinteren Theil als einfacher Faden erscheint, ist er am vorderen Ende sehr deutlich in zwei dicht neben einander verlaufende Fädchen gespalten, von welchen ein jeder ein besonderes Endknöpfchen trägt. Derartige Präparate habe ich mehrmals und stets von demselben Aussehen angetroffen. Wenn man dieses Präparat nun mit Fig. 54 und 54, 55 vergleicht, so kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass die beiden Linien, welche im Halse (*HI*) sichtbar sind, den beiden Fäden der Fig. 56 entsprechen. Dasselbe geht auch aus der Zweizahl der Endknöpfchen in Fig. 52, 53 hervor. Nicht minder beweisend sind die Fig. 46—50. Fig. 46, 48—50 entstammen Hodenpräparaten vom Maulwurf, welche einige Stunden in 0,75%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase gelegen hatten und dann schwach mit Gentianaviolett gefärbt waren. Die Hülle im Verbindungsstück ist durch Einwirkung der Kochsalzlösung völlig aufgelöst, so dass der Achsenstrang (*A'*) bis zum Hauptstück (*H*) hin, dessen Hülle erhalten ist, frei liegt. In Fig. 46 geht derselbe nun vorn in zwei gleich dicke Fäden aus einander, welche sich direkt mit dem hinteren Kopfe in Verbindung setzen; Endknöpfchen sind hier noch nicht sichtbar. Wohl aber erkennt man dieselben an den Geißeln ohne Kopf in Fig. 48—50, wo jedem der beiden Fädchen ein deutliches, von dem anderen getrenntes Knöpfchen aufsitzt. Ein Vergleich dieser Figuren mit Fig. 37 und 47 zeigt nun wiederum zur Evidenz, dass die beiden Linien im Halse (*HI*) von den beiden, in Fig. 46 und 48 deutlich unterscheidbaren Fäden herrühren. Überhaupt sind die Fig. 46, 48 und 56 wichtig, weil sie zeigen, dass bei diesen und wohl auch zahlreichen anderen Säugethieren der Achsenstrang nach vorn in zwei fadenartige, ein wenig divergirende Hälften aus einander geht; diese Hälften erscheinen im Halse als zwei dunkle Linien. Bei manchen Thieren lassen sich diese getrennten Fäden auch an dem frischen, unversehrten Samenkörper in den Anfangstheil des Verbindungsstückes eine Strecke weit hinein verfolgen, bis sie wieder zusammenfließen. Vgl. z. B. Fig. 37 und 47 vom Maulwurf, Fig. 54 und 55 vom Dachs, Fig. 65 und 66 von *Lutra vulgaris*. Von *Rhinolophus* habe ich oben angegeben, dass diese bei anderen Säugethieren nur im Halse oder in der Nähe desselben aus einander gehenden Fäden ziemlich in der ganzen Ausdehnung des Verbindungsstückes, so weit sich dasselbe abgrenzen lässt, von einander getrennt sind, so dass sie schon an dem frischen Samenelement sehr deutlich unterschieden werden können (Taf. XIII, Fig. 29, 30, 34). Die



Insertion dieser Fäden ist nun bei *Rhinolophus* eine eigenthümliche. Es sind nämlich die beiden Fäden, wenigstens scheint es bei den meisten Samenkörpern der Fall zu sein, vorn ungleich lang, so dass die Endknöpfchen sich in verschiedener Höhe befinden. In Fig. 29 ist von den Endknöpfchen noch nichts zu sehen; zwischen dem Hinterrande des Kopfes und der vorderen Grenze der Hülle der beiden Fäden liegt der Hals; die vordere Grenze der Hülle des Fadens (*gg*) ist etwas verdickt und tritt in Gestalt eines Pünktchens hervor. In Fig. 30, welche nach einem Präparat gezeichnet wurde, welches längere Zeit nach Fixirung mit Osmiumsäuredämpfen in verdünntem Glycerin gelegen hatte, ist an dem Hinterrande des stark aufgehellten Kopfes ein Endknöpfchen wahrzunehmen; die vordere Grenze der Hülle beider Fäden (*gg*) ist gleichfalls sehr deutlich. In Fig. 31 (frisches mit Gentianaviolett gefärbtes Präparat) ist der Kopf abgefallen, so dass die beiden in ungleicher Höhe befindlichen Endknöpfchen (*EkEk*) zu sehen sind; das hintere Endknöpfchen befindet sich ganz in der Nähe der vorderen Grenze der Hülle des zugehörigen Fadens. Häufig scheint dieses eine Endknöpfchen sogar ganz zusammenzufallen mit dieser vorderen Grenze, so dass es nicht deutlich erkannt werden kann, so lange die gleichfalls punktförmigen und deutlicher als die folgenden Querriffeln hervortretenden vorderen Enden der Hülle noch tingirt sind (Fig. 32, wo nur das eine Endknöpfchen sichtbar ist). Nur wenn die Hülle ganz verblasst ist, treten die beiden Endknöpfchen scharf hervor, wie ich es in einigen mit Safranin gefärbten Deckglas-Trockenpräparaten fast an jedem Spermatozom gesehen habe (Fig. 33 und 34). Man erkennt, dass der vordere Endknopf des einen Fadens nur durch einen sehr schmalen Zwischenraum, der hintere dagegen durch einen ziemlich breiten, von dem Hinterrande des Kopfes getrennt ist. Beide Zwischenräume werden durch eine Kittsubstanz ausgefüllt. An frischen, mit Gentianaviolett intensiv gefärbten Deckglas-Trockenpräparaten von *Rhinolophus* färbt sich diese Zwischensubstanz mit, so dass der Hals dadurch ganz undeutlich wird und von sonstigen Einzelheiten nichts zu erkennen ist.

JENSEN selbst hat diese Spaltung des Halsstückes des Achsenfadens an den Spermatozoen des Schweines, an welchen dieselbe am deutlichsten ist, früher (49) schon gesehen und meiner Ansicht nach ganz richtig gedeutet. Ich habe dies in meiner ersten Mittheilung (48) bereits gebührend hervorgehoben. In seiner ausführlichen Arbeit (47) widerruft dieser Forscher seine frühere Deutung, indessen ist seine Ausführung, die ich citiren muss, nicht ganz klar.

»Was die erwähnte, von mir in meiner ersten Mittheilung besprochene Figur in „Die Struktur der Samenfasern“ (49) betrifft, so

besteht die vorderste kleine „gegabelte“ Partie, wenigstens zu einem wesentlichen Theil, lediglich aus dem erweiterten Knopfstück. Bei Betrachtung dieser Figur erblickt man sogleich, dass der Achsenfaden mit seinem gabeligen Ende nicht ganz bis zum hinteren Rand des Kopfes reicht, sondern, wie es immer der Fall ist, durch einen Zwischenraum von demselben getrennt ist. — Beim Schwein glaubte ich früher selbst zwei feine Fäden im Zwischenraum zwischen Schwanz und Kopf gesehen zu haben (19, p. 28). „Diese Fäden“, sagte ich an der betreffenden Stelle, „lagen neben einander und divergirten ein wenig in ihrem ganz kurzen Verlauf bis an den Kopf.“ Nach meinen früheren Notizen kann ich hier hinzufügen, dass jeder derselben an Samenkörpern, deren Kopf abgefallen war, mit einer dunklen und stark lichtbrechenden, knöpfchenähnlichen Verdickung — ganz so, wie es BALLOWITZ angiebt — endigte. Dass diese Verdickungen den Seitentheilen vom Knopfstück des Achsenfadens bei der Ratte entsprechen, ist hinlänglich sicher, und dass die zwei Fäden von der zunächst dahinter liegenden Partie des Achsenfadens gebildet sind, ist auch unzweifelhaft. Wenn ich nun glaubte, dass diese Fäden die Partie zwischen Kopf und Schwanz einnahmen, so lag die Ursache davon wohl in folgenden Umständen. Wie einige meiner alten Figuren vermuthen lassen, so ist diese Partie bei den Samenkörpern des Schweines nicht immer deutlich; in gewissen Fällen kann der Schwanz gerade an den Kopf stoßen, so dass ein Zwischenraum nicht vorhanden ist, oder vielleicht richtiger: ein solcher kommt zwar vor, ist aber so klein, dass er sich der Beobachtung entzieht. Da ich denselben nicht entdeckte, so verfiel ich in den nämlichen Irrthum, wie nun B., indem ich den hinter dem Knöpfchen liegenden Theil mit der Partie, die sich sonst zwischen dem Knöpfchen und dem Kopf findet, verwechselte.«

JENSEN giebt also zu, dass das Endknöpfchen an den Spermatozoen des Schweines getheilt ist, und »dass die zwei Fäden von der zunächst dahinter liegenden Partie des Achsenfadens gebildet werden«. Auch das ist richtig, dass »der Achsenfaden mit seinem gabeligen Ende nicht ganz bis zum hinteren Rande des Kopfes reicht«. Zwischen den Endknöpfchen und dem Kopf liegt eben die sehr spärliche Kittsubstanz. Bisweilen, besonders an in verdünntem Glycerin aufbewahrten Präparaten, sobald der Kopf wenig lichtbrechend geworden ist, kann man diese Kittsubstanz, wie ich schon bei den Chiropteren erwähnte, in Gestalt einer sehr schmalen hellen Linie zwischen Kopf und Endknöpfchen wahrnehmen.

Ein Blick auf die Fig. 94 und 95 der Taf. XV wird am besten diese Insertionsverhältnisse der Geißel an den Spermatosomen des Schweines

veranschaulichen. In Fig. 94 sieht man im Halse deutlich zwei gegen den Kopf hin ein wenig divergirende Fäden; Endknöpfchen sind noch nicht wahrzunehmen. Diese beiden Fädchen sind auch auf Taf. XIV in Fig. 72 und 73 aus mit Gentianaviolett gefärbten Trockenpräparaten sehr deutlich und ziemlich scharf abgesetzt. Dieselben werden hier, noch mehr als in Fig. 94, durch einen dreieckigen hellen Raum von einander getrennt. Dieser Raum könnte in diesen Deckglas-Trockenpräparaten meiner Ansicht nach nicht auftreten, wenn hier, wie JENSEN auch als Möglichkeit hinstellt, nur eine trichterförmige Ausweitung des hier als röhrenförmig von JENSEN angenommenen Achsenstranges bestände; alsdann müssten die vordere und hintere Wand des Achsenstranges durch den Process des Eintrocknens auf einander gelagert sein und sich mitgefärbt haben. In Fig. 95 endlich ist der Kopf abgefallen, und ein ziemlich breites, etwas unregelmäßiges, meist sehr deutlich aus zwei gewöhnlich an einander stoßenden Hälften bestehendes Endknöpfchen sichtbar geworden. Zwischen demselben und dem scharf abgesetzten vorderen Ende (*g*) der Hülle des Verbindungsstückes erkennt man wieder die beiden Fäden des Achsenstranges. Öfters habe ich deutlich wahrnehmen können, dass bei Ablösung des Endknöpfchens der mittlere Theil des Hinterrandes des Kopfes sichtlich dünner und weniger intensiv gefärbt erschien.

Wenn JENSEN nun diesen Verhältnissen nicht die richtige Deutung giebt, so beruht dies offenbar darauf, dass dieser Forscher den Querspalt zwischen Vorderrand der Hülle des Verbindungsstückes und Kopf (von mir als Hals bezeichnet) verwechselt hat mit dem schmalen, hellen, von Kittsubstanz eingenommenen Raum zwischen dem oder den Endknöpfchen des Achsenstranges und dem Kopf. Bei der Ratte fallen diese beiden zusammen, ein Umstand, von welchem JENSEN in seiner Vorstellung wohl zu sehr beeinflusst und zu diesem Missverständnis geführt wurde.

Diese Darlegungen mussten so eingehend gehalten werden mit Rücksicht darauf, dass die Insertionsverhältnisse der Geißel am Kopf recht schwierig genau festzustellen sind.

Wenn ich die erhaltenen Resultate schließlich kurz zusammenfasse, so ergibt sich, dass das Verhalten des Achsenstranges zum Halse, dessen Weite je nach der Art differirt, ein verschiedenes ist. Bei einzelnen Arten (z. B. der Ratte) fällt der Endknopf, also das vordere Ende des Achsenstranges mit der vorderen Grenze der Hülle des Verbindungsstückes zusammen; ein »Halsstück« ist dann nicht vorhanden und wird der »Hals« nur von Kittsubstanz eingenommen. Bei



den meisten anderen Säugern geht das vordere Ende des Achsenstranges indessen frei durch den »Hals« als »Halsstück« hindurch, um mit seinem Endknöpfchen in dem Grübchen am Hinterrande des Kopfes durch Vermittelung einer meist sehr spärlichen Kittsubstanz zu inseriren. Bei anderen Species ist endlich das »Halsstück« des Achsenstranges im »Halse« bereits in seine beiden Hälften zerlegt, so dass sich im »Halse« zwei dicht neben einander liegende, bisweilen (Schwein) sehr deutlich ein wenig gegen den Kopf hin divergirende Fädchen vorfinden, welche mit ihren Endknöpfchen gleichfalls durch Vermittelung einer spärlichen Kittsubstanz am hinteren Rande des Kopfes sich anheften (Maulwurf, Dachs, Fischotter u. a.).

### Kopf.

Wenn ich auch die Struktur des Kopfes der Säugethierspermatozoen nicht in dem Umfange einer eingehenden Untersuchung habe unterziehen können, wie die kontraktile Geißel dieser Gebilde, so bin ich doch in der Lage, auch von diesem Bestandtheile des Spermatozoms über nicht unwichtige Strukturverhältnisse berichten zu können, Strukturverhältnisse, welche mit Hinsicht auf die Bedeutung des Spermatozookopfes für die Befruchtung und Vererbung gewiss von großem Interesse sind. Freilich ist die Untersuchung des frischen Objektes nicht gerade sehr geeignet, sichere Aufschlüsse über den inneren Bau dieses Theiles zu geben. Der Kopf ist eben in frischem Zustande zu stark lichtbrechend, auch dort, wo er eine sehr abgeplattete Gestalt besitzt; außerdem können Reliefverhältnisse, Dickendifferenzen etc. innere Strukturen vortäuschen. Mit Recht sagt V. HENSEN (35, p. 87), dass man sich bei diesen Untersuchungen den Grenzen nähert, wo Interferenz des Lichtes die Beobachtung unsicher macht. Ich habe daher nach anderen einwurfsfreien Untersuchungsmethoden gesucht und verdanke ich die mitzutheilenden Resultate der folgenden Methode.

Von frischem, mit physiologischer Kochsalzlösung diluirt und sodann durch Omiumsäuredämpfe fixirtem Sperma wurden Deckglas-Trockenpräparate in der bekannten Weise angefertigt, indem ich die Flüssigkeit auf dem Gläschen an der Luft verdunsten und sodann die Masse vorsichtig über einer Spirituslampe antrocknen ließ. Darauf wurde mit Gentianaviolett oder Safranin gefärbt; Köpfe und Geißeln färben sich bald intensiv. Die so tingirten und in Kanadabalsam eingeschlossenen Präparate wurden einige Zeit dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, so dass die Farben allmählich wieder abblassten. Hierbei

tritt nun eine Differenzirung in der Färbung des Spermatozoonkopfes ein. Gewisse Bestandtheile geben den Farbstoff leichter ab, werden früher gebleicht als andere, so dass eine Struktur im Inneren des Kopfes sichtbar wird. Diese Differenzirung sah ich auch eintreten an Dauerpräparaten, welche längere Zeit (zwei bis vier Jahre) im Dunkeln aufbewahrt waren.

Werden in dieser Weise z. B. Präparate aus dem Nebenhoden des Stieres behandelt, so erkennt man, dass fast an allen Köpfen eine sehr deutliche und scharfe Sonderung in zwei Abschnitte auftritt. Die vorderen zwei Drittel sind nur schwach gefärbt, während das hintere Drittel intensiv dunkelvioletts erscheint (Taf. XIV, Fig. 77, 78, 79; Taf. XV, Fig. 93). Ich will den größeren Abschnitt als »Vorderstück« (*Vst* der Figuren), den dunkel erscheinenden als »Hinterstück« (*Hst* der Figuren) bezeichnen. Die vordere Grenze des Hinterstückes ist sehr scharf gezeichnet, verläuft quer von der einen Seite zur anderen und ist meist ein wenig bogenförmig geschweift, so dass die unbedeutende Konkavität nach vorn sieht. Der hintere Rand, welcher den Einschnitt zur Aufnahme des Endknöpfchens der Geißel trägt, ist meist etwas intensiver gefärbt. Diese scharfe Sonderung in ein Vorderstück und Hinterstück habe ich bei allen daraufhin untersuchten Arten, bei genügend eingetretener Differenzirung, stets wahrgenommen, indessen ist das Größenverhältnis dieser beiden Abschnitte zu einander, je nach der Art, verschieden. Bei dem Schwein (Fig. 72—75), dem Schafbock (Fig. 71), dem Kaninchen (Fig. 59—61) und dem Hunde (Fig. 57, 58) ist nur etwa das hintere Viertel des ganzen Kopfes scharf abgesetzt. Bei *Lutra* (Fig. 67, 68) und *Meles* (Fig. 52, 53) dagegen bildet das Hinterstück etwas mehr als ein Drittel. Wenn die Präparate stark abgeblasst sind, ist meist auch das Hinterstück fast entfärbt, verliert aber von den Bestandtheilen des Kopfes die Farbe zuletzt, so dass es sich auch an ganz entfärbten Köpfen noch durch eine schwache Nuancirung kund giebt; sehr häufig ist dann die vordere Grenze noch sehr scharf in Gestalt einer queren Linie erhalten (Fig. 52, *Meles*). Der hintere Rand des Hauptstückes bleibt gleichfalls sehr lange intensiver gefärbt (Fig. 52, 53). Auch an menschlichen Spermatozoen (Taf. XIV, Fig. 62; durch Osmiumsäure fixirtes Sperma aus dem Nebenhoden ganz frischer Leichen) ist in Dauerpräparaten der hintere Theil intensiver gefärbt, während der vordere, häufig durch Quellung etwas verbreiterte, blass erscheint; die Grenze zwischen den beiden Abschnitten ist hier meist etwas verschwommen, bei vielen aber auch scharf.

Diese Sonderung in Vorder- und Hinterstück, welche in den Deckglas-Trockenpräparaten so außerordentlich deutlich und ganz

allgemein auftritt, ist kürzlich von C. M. FÜRST (6) beschrieben und abgebildet worden (6, Fig. 9, 28, 30, 31, 44, 47). Nach diesem Forscher färbt sich der untere Theil allein mit Karmin und zeigt auch bei Behandlung mit Hämatoxylin einen anderen Farbenton.

Höchst wahrscheinlich sind diese beiden wesentlich verschiedenen Bestandtheile hervorgegangen aus den beiden von MERKEL (32) nachgewiesenen Kernhemisphären, welche sich in dem aus dem Zellkerne entstehenden, noch unentwickelten Kopfe differenziren. Später bei weiter vorgeschrittener Entwicklung ist dieser Unterschied zwischen den beiden Abtheilungen anscheinend verschwunden, so dass der Kopf homogen erscheint. Es wird indessen durch Anwendung der obigen Methode bewiesen, dass dieser Unterschied auch an dem völlig ausgebildeten Spermatosom noch scharf ausgeprägt fortbesteht und beide Abschnitte auch hier noch sehr deutlich von einander abgrenzbar sind.

Auch JENSEN (17, p. 407) gelang es an den reifen Spermatozoen der Ratte, durch Behandlung mit Goldchlorid zwei Abtheilungen nachzuweisen. Nur der vordere Theil färbte sich deutlich, während die hintere Partie des Kopfes völlig ungefärbt blieb (17, Taf. XXIII, Fig. 38). »Die scharfe Grenze zwischen dem gefärbten und ungefärbten Theil beginnt an der oberen Kante des Kopfes, verläuft von hier in schräger Richtung nach hinten über die Seiten des Kopfes hin bis zur unteren Kante; an der unteren Kante verlängert sich der gefärbte Theil noch etwas nach hinten zu in Form eines schmalen Fortsatzes.« JENSEN vermuthet gleichfalls, dass diese beiden Theile nichts Anderes sind »als die umgebildeten Kernhemisphären der Samenzelle (MERKEL u. A.), welche an Goldchloridpräparaten noch bei den fertigen Samenkörpern von einander unterschieden werden können«.

Außer diesen beiden Substanzen zeigt sich nun in den Deckglas-Trockenpräparaten in der Mitte des Kopfes noch eine weitere merkwürdige Struktur. Es erscheint nämlich im Inneren desselben ein scharf begrenztes, halbmondförmiges helles Feld, dessen Rundung von der vorderen Grenze des Hinterstückes aus in das Vorderstück hineinragt, und dessen Basis genau die Länge des vorderen Randes des Hinterstückes besitzt. Dieses Feld habe ich durch Färbung mit vielen Anilinfarben stets in derselben scharfen Begrenzung sichtbar machen können. In Präparaten, in welchen die Farbdifferenzirung genügend eingetreten ist, erscheint diese centrale Stelle blass bläulich tingirt, bisweilen fast farblos (Taf. XIV, Fig. 64; Taf. XV, Fig. 93); sie unterscheidet sich dadurch sehr deutlich von dem dunkler bleibenden Vorderstück. Zuerst entsteht vor dem Hinterstück eine blasse Stelle (Fig. 72, 73), die sich mit fortschreitender Entfärbung vergrößert,



bis der Centrankörper deutlich ist. Anfangs sind auch noch die Grenzen desselben verschwommen; später aber erscheint die vordere gebogen verlaufende Grenze sehr scharf und wird sogar bisweilen von einer feinen Linie gebildet (Fig. 74, 75). Ich möchte diese eigenthümliche Stelle als »Innenkörper« oder »Innenkuppe« bezeichnen. Dieselbe ist natürlich nicht in allen Präparaten gleich deutlich, je nachdem die Köpfe noch zu stark gefärbt oder schon zu sehr entfärbt sind; denn bei allmählichem Verblässen des Vorderstückes verschwindet meist die Begrenzung. Aber auch an manchen schon sehr verblassten Präparaten markirt sich die vordere Grenze der Innenkuppe doch noch als recht scharf gezeichnete, gebogene Linie, wie ich in Präparaten von Meles fast an allen Köpfen sah (Fig. 52, 53). Bei dem Stier ist diese Innenkuppe nun sehr niedrig (Taf. XIV, Fig. 77, 78; Taf. XV, Fig. 93), dergleichen bei dem Dachs (Fig. 52, 53) und bei dem Schafbock (Fig. 74). Etwas höher, fast halbkreisförmig, erscheint sie bei dem Kaninchen (Fig. 59, 60, 61). Sehr groß und schön ausgebildet, fast über die Hälfte des Vorderstückes hinausreichend, ist sie bei *Lutra vulgaris* (Fig. 67, 68). Vom Hunde standen mir nur noch einige, schon zu sehr entfärbte und ungenügende Präparate zur Verfügung; an vielen Köpfen setzte sie sich indessen auch scharf von dem fast farblosen Vorderstück ab. Die menschlichen Spermatozoen sind zu klein, um Bestimmtes erkennen zu lassen.

Damit noch nicht genug! An den tingirten Deckglas-Trockenpräparaten aus dem Nebenhoden des Stieres fiel mir zuerst auf, dass an fast allen Köpfen die Seitenränder, und besonders der Vorderrand des Vorderstückes durch eine dunkle Linie sehr scharf begrenzt war (Fig. 77). Häufig erschien ein schmaler heller Saum zwischen diesem dunklen Kontour und dem gefärbten Theil des Vorderstückes, wodurch der erstere nur noch deutlicher hervortrat (Taf. XIV, Fig. 78; Taf. XV, Fig. 93). Ferner war der Kontour oft noch weiter abgerückt, so dass der vordere Theil des Kopfes etwas bauchig erweitert wurde. Endlich traf ich viele Köpfe, deren Vorderstück von einer zarten, von der Substanz des Vorderstückes etwas abgehobenen Kappe glockenartig bedeckt war (Fig. 79 *Kp*). Die seitlichen hinteren Ecken dieser Kappe (*Kp*) sprangen sehr deutlich vor.

Offenbar handelt es sich hier um die von den Autoren beschriebene Kopfkappe, wie ein Vergleich mit Fig. 94 auf Taf. XV zeigt, welche Figur ein noch mit Kopfkappe (*Kp*) versehenes Element aus dem Hoden des Schafbockes darstellt. Ich wusste wenigstens zur Zeit nicht, wie ich diese zarte sich ablösende Membran anders deuten sollte. Man müsste denn annehmen, dass sich an den reifen Elementen von der

Substanz des Kopfes selbst eine dünne Rindenschicht kappenartig abhebt, und dass die im Laufe der Entwicklung auftretende Kopfkappe noch ein besonderes Gebilde darstellt, was ich für sehr wenig wahrscheinlich halte.

Noch deutlicher wird diese Kappe an Deckglas-Trockenpräparaten, welche von frisch mit Osmiumsäuredämpfen fixirtem Sperma aus dem Nebenhoden des Schweines hergestellt wurden (Fig. 72—76). Hier erscheinen die Seitenränder und ganz besonders der Vorderrand des Vorderstückes scharf kontourirt; der letztere besitzt einen breiten, oft etwas (wohl durch Schrumpfung in Folge des Eintrocknens) unregelmäßigen Kappenkontour, der intensiv gefärbt ist und sich sehr scharf von dem schwächer gefärbten Vorderstück abhebt (Fig. 72, 74, 75). An vielen Köpfen ist statt dieses breiten Kappenkontours eine fast genau halbkreisförmige, durch eine sehr scharf gezogene, gleichmäßige, dunkle Linie gegebene Begrenzung vorhanden; der vordere Theil des Kopfes erscheint dann auch ein wenig kürzer und schmaler. Höchst wahrscheinlich hat sich hier die zarte Kappe etwas umgelegt oder ist ein wenig geschrumpft. Jedenfalls rührt auch diese eigenthümliche dunkle Begrenzung von einer dem Vorderstück dicht anliegenden Kopfkappe her, obwohl ich eine Ablösung derselben, wie bei dem Stier, in den Präparaten, die mir noch zu Gebote stehen, nicht gesehen habe.

Auch an den Spermatozoen vom Schafbock (Taf. XIV, Fig. 69, 71) und Kaninchen (Fig. 59, 60) ist der dunkle, scharfe Randkontour an den meisten Köpfen sichtbar. Denkt man sich die Kopfkappe am Spermatosomenkopf aus einem Hodenpräparat z. B. vom Schafbock (Taf. XV, Fig. 91), in welchem fast an jedem Kopfe der beinahe vollkommen ausgebildeten Samenkörper die zarte, sich kaum färbende, von der Substanz des Vorderstückes nur durch einen schmalen saumartigen Spalt getrennte Kappenmembran sehr deutlich sichtbar ist, ganz nahe an den Kopf herangerückt, so muss hieraus die scharfe Begrenzung des Kopfes resultiren.

Sehr lehrreich war mir auch die Untersuchung des Inhaltes eines Nebenhodens von *Lutra vulgaris*. Nachdem die Präparate einige Stunden unter dem Deckglase in 0,75%iger Kochsalzlösung gelegen hatten, war an fast allen Samenkörpern auf das prächtigste eine zarte, sehr dünnhäutige Kopfkappe zu sehen, welche glockenartig die vorderen zwei Drittel des Kopfes bedeckte und sich bei Zusatz von Gentianaviolett kaum färbte (Taf. XIV, Fig. 65). Dieselbe erschien etwas von der Substanz des Kopfes abgehoben, so dass ein Zwischenraum von gewöhnlich 0,0015 mm zwischen ihrer Innenfläche und der Oberfläche des Kopfes bestand (Fig. 65). Dieser Zwischenraum besaß

indessen nicht an allen Samenkörpern die gleiche Breite, so dass angenommen werden muss, dass die Kopfkappe ursprünglich wohl dem Kopfe dicht angelegen und sich erst in Folge der Leichenmaceration abgelöst hat. Nachdem die Präparate 24 Stunden in Kochsalzlösungen gelegen hatten, war die Oberfläche der Kopfkappe uneben und rauh geworden und schien in Auflösung begriffen zu sein (Fig. 64); an vielen Köpfen war sie auch bereits verschwunden (Fig. 66). Auch in tingirten Deckglas-Trockenpräparaten, welche in der Weise hergestellt waren, dass das mit Kochsalzlösung verdünnte Sperma ohne vorherige Fixirung durch allmähliches Abdünsten eingetrocknet war, ließ sich von der Kopfkappe nichts mehr erkennen; auch hier musste das zarte Gebilde bereits aufgelöst sein (Taf. XIV, Fig. 67, 68).

Nach diesen Befunden muss ich zu dem Resultate kommen, dass bei den untersuchten Thieren, z. B. dem Stier, Schwein, Kaninchen, Schafbock, Fischotter u. a., eine Kopfkappe an dem völlig ausgereiften Element des Nebenhodens vorhanden ist, dass die Kopfkappe also keine vorübergehende, sondern eine persistirende Bildung ist.

Bekanntlich wird von den meisten Forschern angenommen, dass sich die Kopfkappe bei diesen Thieren schon in dem Hoden von den noch auf früher Entwicklungsstufe stehenden Köpfen ablöst und zu Grunde geht, mithin eine vorübergehende Bildung darstellt. A. von BRUNN (33) hat zuerst nachgewiesen, dass die bei dem Meerschweinchen schon in früher Zeit entdeckte Kopfkappe allen Säugethier-Spermatozoen während der Entwicklung zukommt. Nach diesem Forscher soll die Kopfkappe indessen schon auf einer frühen Entwicklungsstufe, noch bevor der Kopf seine definitive Form erhalten hat und so lange noch der Spitzenknopf an demselben sich vorfindet, abgestreift werden. A. v. BRUNN bemerkt indessen, dass ihm »wesentliche Abweichungen in Bezug auf die Zeit, in der die Kopfkappe abgestreift wird, vorgekommen sind, indem dieselbe sich bei einzelnen Spermatozoen länger erhält, als bei anderen. Besonders beim Stier und bei der Maus wurden ab und zu solche gefunden, die, obgleich die Kopfform bereits die definitive war, doch noch die Kappe besaßen, welche letztere dann mitunter gegenüber der völligen Homogenität des Kopfes eigenthümlich trübe erscheint«. Es sind jedoch solche Fälle nach der Erfahrung A. v. BRUNN's nur als Ausnahmen, wenn auch als nicht eben seltene, zu betrachten.

Das Abwerfen der Kopfkappe während der Entwicklung wird auch von FÜRST (6) für die Spermatozoen des Stieres, Katers und anderer Säugethiere behauptet.

Ich habe nun allerdings die Entstehung und Entwicklung dieses Gebildes noch nicht einem eingehenden Studium unterwerfen können;



indessen habe ich in ganz frischen, schwach mit Gentianaviolett tingirten Zupfpräparaten des Hodens, z. B. vom Schafbock und Stier u. a., wie schon erwähnt, an den meisten Köpfen, welche ihre definitive Gestalt und Größe schon erlangt hatten und deren Geißel fast ausgebildet war, so dass die Querriffelung sehr deutlich hervortrat, die zarte, dem Kopfe dicht anliegende Kopfkappe deutlich wahrnehmen können (vgl. Taf. XV, Fig. 94 *Kp*). Immerhin ist zu erwägen, ob nicht bei langsamer Einwirkung vielleicht nicht ganz geeigneter Reagentien, dieses Gebilde, bevor es sich dem Kopfe dicht angelegt hat, eben durch Einwirkung dieser Reagentien leicht abgestreift wird, so dass eine normal stattfindende Ablösung vorgetäuscht wird. Die Beobachtungen, welche ich oben von den Samenelementen der Fischotter mitgetheilt habe, bestärken mich in dieser Vermuthung. Dass in dem Nebenhoden, in welchem die Spermatozoen doch mit wenigen Ausnahmen schon vollständig entwickelt und funktionsfähig sind, normalerweise noch eine Ablösung erfolgen sollte, dürfte wohl ausgeschlossen sein.

Eine Erwägung ist mir übrigens noch bei der Durchsicht der Deckglas-Trockenpräparate auf das Vorhandensein einer Ablösung der Kopfkappe gekommen. Es wäre möglich, dass bei manchen Thieren der hintere Rand der Kopfkappe bogenförmig verlief, und dass dieser hintere Rand die vordere scharfe Grenze des oben beschriebenen halbmondförmigen centralen Feldes bildete. Es wäre dann der »Innenkörper« das mittlere Stück des Kopfes, welches sich an dem intakten ausgereiften Spermatosom zwischen dem hinteren Rande der Kopfkappe und der vorderen Grenze des Hinterstückes befindet. Immerhin würde aber auch dann noch dieses Feld einen scharf begrenzten, differenten Abschnitt des Kopfes darstellen. Da mir die Dauerpräparate, welche mir noch zur Verfügung stehen, hierüber keinen Aufschluss geben, hoffe ich alsbald an frischem Materiale diese Frage entscheiden zu können.

SCHWEIGER-SEIDEL (24) hat übrigens bereits die Kopfkappe an den ausgebildeten Spermatozoen aus dem Nebenhoden des Schweines beobachtet (l. c. Taf. XIX, Fig. H 3).

Kürzlich ist auch von FÜRST (6) und JENSEN (47) das Fortbestehen der Kopfkappe für die Ratte unzweifelhaft nachgewiesen, eine Thatsache, welche ich für dieses Thier bestätigen kann. JENSEN hat die schwer wahrnehmbare hintere Grenze dieses äußerst zarten, in Gestalt eines dünnen Häutchens dem Vordertheil des Kopfes des völlig ausgereiften Samenelementes dicht anliegenden Gebildes genau festgestellt.

Weit leichter ist die Persistenz der Kopfkappe an den Spermatozoen

derjenigen Säuger nachzuweisen, bei welchen dieselbe mehr entwickelt ist und einen beträchtlichen Theil der Kopfscheibe mit bilden hilft. Am frühesten wurde dies ja für das Meerschweinchen bekannt. Auf Taf. XIV habe ich in Fig. 80 des Vergleiches wegen nach einem mit Gentianaviolett gefärbten Trockenpräparat einen Spermatozoonkopf vom Meerschweinchen abgebildet. Die Kopfkappe (*Kp*) ist intensiv blauviolett gefärbt und hat sich, wie es scheint, mit ihrem hinteren Rande etwas von der vorderen Grenze des gleichfalls dunkler gefärbten Hinterstückes zurückgezogen. In Fig. 81 ist die Kopfkappe abgefallen, wie es im Inhalte des Nebenhodens häufiger beobachtet wird, so dass an dem Kopfe Vorder- und Hinterstück sehr deutlich geworden sind<sup>1</sup>. Auch bei dem Maulwurfe gelingt es leicht, die Persistenz der großen Kopfkappe nachzuweisen. Fig. 37 stellt ein frisches Spermatosom aus dem Nebenhoden dar, welches von dem Vorhandensein einer Kopfkappe noch nichts erkennen lässt: nur fällt es, besonders an abgelösten Köpfen, auf, dass der vordere Theil des stark abgeplatteten Kopfes sich oft vorn einrollt (Fig. 38) oder umbiegt (Fig. 39) oder löffelartig umlegt. Häufig sieht man nun, besonders wenn das Präparat einige Zeit in 0,75%iger Kochsalzlösung gelegen hat, dass die vordere Hälfte des Kopfes sich kappenartig von der hinteren abgelöst hat (Fig. 43, abgelöste Kopfkappe). Der hierdurch beträchtlich verkleinerte Kopf lässt die ursprüngliche Anheftungsstelle des Hinterrandes der Kappe in Gestalt einer Querlinie erkennen (Fig. 44, 45, 46). Der vordere, ursprünglich von der Kappe (Fig. 43) bedeckte Kopftheil bleibt bei Färbung heller, der hintere dagegen färbt sich intensiv, besonders in seiner hinteren Hälfte (Fig. 44, 45). Auch in mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparaten lässt sich die Kopfkappe an fast jedem Spermatosom sehr schön deutlich machen; dieselbe färbt sich intensiv dunkelblau und behält diese Farbe lange, während der eigentliche Kopf den Farbstoff leichter abgibt (Fig. 40); nur das Hinterstück bleibt noch intensiver gefärbt, besonders in seinem hinteren Theile

<sup>1</sup> Ein oberflächlicher Vergleich der Fig. 80 (Kopf vom Meerschweinchen) mit den Fig. 67 u. 68 (Köpfe von *Lutra vulgaris*) könnte zu der Vermuthung führen, dass der mit *Kp* bezeichnete Theil der Fig. 80 dem mit *Vst* bezeichneten dunkleren Abschnitt bei *Lutra* entspreche, und der hellere von der Kappe umhüllte Kopftheil gleich dem Centralkörper (*Ck*) der Fig. 67 und 68 wäre, während die dunkleren Hinterstücke ohne allen Zweifel identisch sind. Diese Vermuthung kann aber nicht begründet sein, da sich von den Köpfen der Fig. 67 und 68 die Kopfkappe bereits abgelöst hat (vgl. Fig. 64 und 65). Allerdings habe ich in dem Vorderstück der Köpfe des Meerschweinchens noch keine Innenkuppe entdecken können; es stehen mir von diesem Thiere zur Zeit nur noch wenige, und für diese Untersuchung ungeeignete Präparate zur Verfügung.

(Fig. 44). In Fig. 40 hat sich der Hinterrand der Kappe etwas von dem Vorderrande des Hinterstückes, wie es scheint, entfernt, so dass hier wieder ein schmaler hellerer Querstreif sichtbar ist. In mit Alaunkarmin gefärbten Deckglas-Trockenpräparaten färbt sich nur der eigentliche Kopf, die Kopfkappe (*Kp*) bleibt ungefärbt (Fig. 42). Auch an den Spermatozoenköpfen von *Rhinolophus Ferrum equinum* ist es mir gelungen, die Persistenz einer Kopfkappe in dieser Weise festzustellen (Taf. XIII, Fig. 32, 33, 34); dieselbe ist nur schmaler, wie bei *Talpa*, verhält sich aber in ihren Reaktionen eben so. Hervorzuheben ist nur, dass dieselbe sehr zart und vergänglich ist, daher nur in ganz frischen Präparaten beobachtet werden kann. Nach kurzem Liegen in Kochsalzlösungen löst sie sich auf, so dass nur der Kopf mit seinem Vorder- und Hinterstück übrig bleibt (vgl. Fig. 35 [Kopfkappe verschwunden] mit Fig. 30, 32—34). FÜRST (6) hat dieses Fortbestehen der Kopfkappe auch für die reifen Samenelemente des Igels erwiesen und vermuthet es auch bei der Maus. Für die Spermatozoen des Igels kann ich diese Beobachtungen von FÜRST nur bestätigen. Auch die Spermatozoen des Eichkätzchens scheinen mir einen großen Kopfaufsatz zu besitzen, indessen habe ich augenblicklich keine genügenden Präparate mehr zur Verfügung, um dies entscheiden zu können.

JENSEN (17) hat nun gezeigt, dass bei der Ratte der Hinterrand der Kopfkappe nicht zusammenfällt mit der hinteren Grenze des (mit Goldchlorid) gefärbten Kopftheiles (des Vorderstückes), mithin nicht an den vorderen Rand des Hinterstückes stößt. Auch ich habe mehrfach in tingirten Deckglas-Trockenpräparaten beobachtet, dass der Rand der Kopfkappe von der vorderen Grenze des Hinterstückes entfernt lag (vgl. auf Taf. XIV, Fig. 40, 75, 79), vgl. p. 279.

Es bleibt mir jetzt noch übrig, die Mittheilungen zu besprechen, welche MIESCHER (34) über eine Struktur des Spermatozoenkopfes des Stieres gemacht hat. Es sind dies eigentlich bis jetzt die einzigen ausführlicheren Angaben über diesen Gegenstand, die um so mehr Beachtung verdienen, als sie von einer großen Sorgfalt zeugen.

MIESCHER sagt von den Spermatozoenköpfen des Stieres (34, p. 177): »Ohne Zusatz von Reagentien lässt sich auf der Flächenansicht zunächst nichts weiter erkennen, als ein bei höherer Einstellung hellerer, bei tieferer Einstellung dunklerer Saum. Nach kurzer Behandlung mit sehr verdünnter Salzsäure tritt dagegen dieser Saum nicht nur deutlicher hervor, sondern er erscheint auch durch einen scharfen einfachen Kontour von dem Mittelfelde abgegrenzt. Saum und Kontour sind über den ganzen Umfang der Platte zu erkennen, jedoch am deutlichsten an dem schmälern Ende, wo der Schwanz sich anheftet.



Das Bild beruht nicht, wie bei den Blutkörperchen, auf einer centralen Depression; dagegen sprechen mit Entschiedenheit die optischen Längs- und Querschnitte, sowie der Umstand, dass beim Heben und Senken des Tubus der Saum seine Breite nicht ändert und der innere Kontour seine Stelle nicht verlässt. Es bleibt also keine andere Deutung des Gesehenen übrig, als die Annahme einer stärker lichtbrechenden, ziemlich dicken Hülle, welche eine platte, wahrscheinlich sehr dünne Einlage einer optischen und chemisch differenten Substanz umschließt. Diese schwächer lichtbrechende Innenschicht ist am dicksten auf der schmälern (Schwanz-) Seite und schärft sich zu gegen die breite Seite.«

Diese scharfe Begrenzung, die jedoch nur an dem vorderen Theile des Kopfes, wie ich sehe, deutlich hervortritt, hängt jedenfalls zusammen mit dem oben von mir beschriebenen Kappenkontour, der sich auch an mit Osmiumsäure fixirten Samenkörpern meist deutlich erkennen lässt. Dass der hintere Rand des Kopfes stärker lichtbrechend ist, beruht darauf, dass er etwas verdickt ist; er bewahrt daher in den Deckglas-Trockenpräparaten auch meist am längsten die Färbung (vgl. Taf. XIV, Fig. 52, 53, 72—75 u. a.). Auch JENSEN hat am Kopfe der Ratte mit Hilfe von gewissen Reagentien eine besondere äußere Schicht und einen Inhalt unterschieden (17, p. 406). Setzte er frischen Präparaten aus den Vasa deferentia eine wässrige Lösung von Säurefuchsin hinzu, so färbte sich Anfangs nur der Inhalt, während die Außenschicht, die wie ein ziemlich breiter Saum erscheint, ungefärbt bleibt; alsbald verschwindet dieser Unterschied, indem auch die Wand gefärbt wird. Die Farbe der inneren Partie ist ganz schwach und ist daher der Unterschied zwischen derselben und der Wand nicht leicht zu erkennen. Goldchlorid soll nach JENSEN deutlichere Bilder geben (vgl. auch meine Bemerkung über den Spermatozoonkopf von *Vesperugo* p. 233).

MIESCHER sagt dann weiter: »Weit schwieriger ist die Wahrnehmung des Gebildes, welches dem beim Lachssperma beschriebenen Centralkörperchen entspricht. Bei den schon erwähnten Behandlungsweisen, sowie auch nach sehr kurzer Einwirkung von verdünnten kohlensauren und kaustischen Alkalien, trifft man unter der Menge der Samenelemente nicht selten auf solche, wo in dem bei etwas tiefer Einstellung hell erscheinenden Binnenraum ein matter dunklerer Streif zu sehen ist, welcher am Isthmus schmal beginnt, sich dann rasch verbreitert, ohne jedoch den Binnenraum ganz auszufüllen und schließlich gegen die Mitte des Kopfes hin allmählich undeutlich wird. So unvollständig diese Beobachtung ist, so häufig sie misslingt, so weist sie doch unzweideutig auf die Anwesenheit eines besonderen platten Innengebildes, von welchem

namentlich die etwas dickere und schmälere Partie sich dem Auge kund giebt.«

Diese Beobachtungen MIESCHER's sind allerdings, wie MIESCHER selbst eingesteht, zu unbestimmt und zu unvollständig, um zu berechnen, daraus auf bestimmte Strukturen zu schließen, wenn ich auch gern zugeben will, dass dieselben vielleicht irgend wie im Zusammenhange stehen mit den von mir im Spermatozoenkopfe des Stieres nachgewiesenen Bauverhältnissen. Auch lässt sich MIESCHER in seiner Deutung zu sehr beeinflussen durch die Befunde, welche er bei der Untersuchung der Samenkörper einiger Knochenfische erhalten hat, indem er versucht, dieselben Strukturen auch bei den Säugethieren aufzufinden; dies ist aber an den Spermatosomen des Stieres nicht möglich (vgl. hierüber 29). Jedenfalls entspricht die von MIESCHER (34, Fig. IV der beigegebenen Tafel) gegebene, sehr schematisch gehaltene, mit Hinsicht auf die Insertion der Geißel auch nicht ganz zutreffende Abbildung durchaus nicht der inneren Struktur des Kopfes.

Endlich hat MIESCHER noch von einer Öffnung am hinteren Rande des Spermatozoenkopfes berichtet, welche er »Mikroporus« genannt hat (34, p. 180): »Die Übereinstimmung mit der am Lachssperma beschriebenen Struktur geht noch weiter. Auch hier wird an der Insertionsstelle des Schwanzes mittels der eben genannten Reagentien eine feine dunkle Linie sichtbar, welche die Hülle durchsetzt, als Ausdruck eines von schwächer lichtbrechender Substanz eingenommenen Mikroporus, welcher irgend eine Kontinuität zwischen dem Inhalte des Kopfes und dem Schwanze herstellt. Die Bohrung ist indess viel zu eng, als dass der ganze Schwanz unverjüngt hindurchtreten könnte.«

Dieser »Mikroporus«, hinter welchem Namen man geneigt ist, mehr zu suchen, als am Objekt zu finden ist, ist weiter nichts, als der grubchenartige, häufig als Einkerbung erscheinende, bei den einzelnen Arten verschieden tiefe und verschieden große Eindruck, welcher sich, wenigstens bei den Arten, bei welchen die Geißel genau in der Mitte des Hinterrandes inserirt, am hinteren Kopfrande vorfindet und für die Anheftung der Geißel bestimmt ist. In demselben befindet sich das einfache oder doppelte Endknöpfchen, wenigstens der größte Theil desselben, mit der dasselbe befestigenden Kittsubstanz. Wo das Endknöpfchen nicht bis zum hinteren Rande reicht, wie z. B. bei der Ratte, dort fehlt auch, wie JENSEN hervorhebt, dieser Eindruck. Ein eigentlicher »Porus«, bestimmt, eine Kommunikation mit dem Inneren des Kopfes zu vermitteln, existirt mithin meiner Meinung nach bei den Säugethieren nicht.

Nach Allem geht aus den von mir berichteten Thatsachen hervor, dass der Kopf der ausgereiften Säugethierspermatozoen aus dem eigentlichen Kopf und der Kopfkappe besteht; die letztere persistirt nachgewiesenermaßen bei vielen von mir untersuchten Thieren, sehr wahrscheinlich bei allen Säugern.

Der eigentliche Kopf setzt sich dann wieder aus dem Vorderstück und dem Hinterstück zusammen, welche sich entwicklungsgeschichtlich aus den von MERKEL nachgewiesenen Kernhemisphären herleiten. Zwischen diesen beiden Abschnitten lässt sich bei manchen Säugern ein Innenkörper in Gestalt eines halbmondförmigen, differrenten, scharf begrenzten Feldes nachweisen.

Diese durch Untersuchung des ausgereiften, bisher meist noch für homogen gehaltenen Spermatozookopfes der Säugethiere erhaltenen Ergebnisse dürften sowohl der spermatogenetischen Forschung neue Gesichtspunkte eröffnen, als auch für die Lehre von der Befruchtung und Vererbung gewiss nicht ohne Bedeutung sein. Denn es drängt sich die Frage auf, ob alle oder nur ganz bestimmte der von mir nachgewiesenen Bestandtheile für die Befruchtung wesentlich sind. Fernere Untersuchungen mögen lehren, ob diese Frage wird entschieden werden können. Vielleicht lässt sich auch erhoffen, dass sich durch weiter vervollkommnete Methoden noch feinere Strukturen werden nachweisen lassen, nachdem einmal dieser immerhin noch grobe Bau des Kopfes festgestellt ist.

Greifswald, im Januar 1894.

---

### Litteratur-Übersicht.

1. E. BALLOWITZ, Das RETZIUS'sche Endstück der Säugethierspermatozoen. Internationale Monatsschr. für Anat. und Physiol. 1890. Bd. VII. Heft 6.
2. TH. EIMER, Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg. Neue Folge. Bd. VI. 1874. p. 93.
3. G. RENSON, De la spermatogénèse chez les Mammifères. Archives de Biologie. Tome III. 1882.
4. G. PLATNER, Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXV. 1885. p. 579.



5. H. BROWN, On the Spermatogenesis in the Rat. Quarterly Journal of Microsc. Science. Vol. XXV. N. S. 1885.
6. CARL M. FÜRST, Bidrag till kännedom om sädeskropparnas struktur och utveckling. Nordiskt Medicinskt Arkiv. Bd. XIX. No. 4.
7. — Über die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelhieren. Arch. für mikr. Anatomie. Bd. XXX. p. 336.
8. G. NIESSING, Untersuchungen über die Entwicklung und den feinsten Bau der Samenfäden einiger Säugethiere. Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft in Würzburg. N. F. Bd. XXII. Nr. 2. 1888. — Dasselbe auch als Inaugural-Dissertation. Würzburg. 1888.
9. G. RETZIUS, Zur Kenntniss der Spermatozoen. Biologische Untersuchungen. 1884.
10. W. KRAUSE, Zum Spiralsaum der Samenfäden. Biologisches Centralblatt. Bd. I. 1884/82. p. 25. Vgl. auch HENEAGE GIBBES, On Human spermatozoa. Ref. von W. KRAUSE. Ibidem. p. 26.
11. — Nachträge zur allgemeinen und mikroskopischen Anatomie. 1884. p. 88. (Fig. 46.)
12. — Der Spiralsaum der Samenfäden. Internationale Monatsschr. für Anatomie und Histologie. Bd. II. 1885. p. 170. Taf. XI B.
13. FR. LEYDIG, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883. p. 105.
14. HENEAGE GIBBES, On the Structure of the Vertebrate Spermatozoon. Quarterly Journal of microsc. Science. N. S. Vol. XIX. 1879. p. 487. Pl. XXIV.
15. — On Human spermatozoa. Quarterly Journal of microsc. Science. N. S. Vol. XX. p. 320.
16. O. S. JENSEN, Über die Struktur der Samenkörper bei Säugethieren, Vögeln und Amphibien. Anat. Anzeiger. 1. Jahrg. 1886. p. 251.
17. — Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere, Vögel und Amphibien. I. Säugethiere. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXX.
18. E. BALLOWITZ, Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoen. Anat. Anzeiger. 1. Jahrg. 1886.
19. O. S. JENSEN, Die Struktur der Samenfäden. Bergen 1879.
20. — Recherches sur la spermatogénèse. Archives de Biologie. Tome IV. p. 73, 74, Anm.
21. SCHWEIGGER-SEIDEL, Über die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. Arch. für mikr. Anatomie. Bd. I. 1865. p. 317.
22. A. v. BRUNN, Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Säugethieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXIII. 1884.
23. v. LA VALETTE ST. GEORGE, Artikel »Hoden« in STRICKER's Handbuch der Gewebelehre.
24. E. BALLOWITZ, Über das Vorkommen des *Miniopterus Schreibersii* Natterer in Deutschland nebst einigen Bemerkungen über die Fortpflanzung deutscher Chiropteren. Zool. Anzeiger. XIII. Jahrg. 1890. Nr. 345.
25. — Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktile Elemente. Theil I. Die Spermatozoen der Vögel. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXII. 1888.

26. A. KÖLLIKER, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Diese Zeitschr. Bd. VII. 1856.
27. E. SELENKA, Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. 4. Heft. Das Opossum. 1887.
28. A. PRENANT, Note sur la structure des spermatozoïdes chez l'homme. Société de Biolog. T. V. No. 12. (Nach einem Referate in den Jahresberichten über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie von HERMANN und SCHWALBE. Bd. XVII. 1. Abth.)
29. E. BALLOWITZ, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Theil III. Fische, Amphibien und Reptilien. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
30. ——— Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktile Elemente. Die Spermatozoen der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.
31. ——— Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Vortrag, gehalten auf dem VII. Kongress der anatomischen Gesellschaft zu Berlin am 12. Oktober 1889. Archiv für die gesammte Physiologie. Bd. XLVI.
32. FR. MERKEL, Erstes Entwicklungsstadium der Spermatozoiden. Untersuchungen aus dem anatomischen Institut zu Rostock. Rostock 1874.
33. A. v. BRUNN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XII. 1876.
34. F. MIESCHER, Die Spermatozoen einiger Wirbelthiere. Ein Beitrag zur Histochemie. Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel. Bd. VI. 1878.
35. V. HENSEN, Physiologie der Zeugung. HERMANN's Handbuch der Physiologie. Bd. VI. Theil II. 1884.

### Erklärung der Abbildungen.

Wie in meinen früheren Arbeiten wurden auch hier die meisten Figuren in ziemlich gleichem Größenverhältnis gezeichnet, indem ich einen jeden Theilstrich des Mikrometer-Oculars Nr. 2 von WINKEL, mit welchem die Objekte bei WINKEL, homogene Immersion  $\frac{1}{24}$  mit ausgezogenem Tubus gemessen wurden, und bei welchem dann jeder Theilstrich = 0,0009 mm wirklicher Objektgröße beträgt, in der Zeichnung gleich 4 mm setzte. Nur einzelne Figuren, wie z. B. Fig. 23 und 55, sind etwas größer wiedergegeben.

Die Abkürzungen der Figurenbezeichnungen bedeuten:

K, Kopf; *Vst*, Vorderstück des Kopfes; *Hst*, Hinterstück des Kopfes; *Kp*, Kopfkappe; *V*, Verbindungsstück der Geißel; *H*, Hauptstück der Geißel; *Sp*, Querspalt in der Hülle zwischen Verbindungsstück und Hauptstück; *Af*, Achsenfaden; *Ek*, Endknöpfchen des Achsenfadens; *Hls*, Halsstück des Achsenfadens; *Hl*, Hals, Querspalt

zwischen Kopf und Verbindungsstück; *Fs*, gröbere Fasern; *Fb*, Elementarfibrillen des Achsenfadens; *FM*, Fäulnismaceration; *G*, Gentianaviolett; *S*, Safranin.

**Tafel XIII.**

Fig. 1—12. *Vesperugo noctula* K. u. Blas.

Fig. 1. Ganzes Spermatozom aus dem Nebenhoden, in gesättigter wässriger Sublimatlösung untersucht, von der Fläche gesehen.

Fig. 2. Dessgleichen.

Fig. 3. Dessgleichen.

Fig. 4. Dessgleichen, von der Kante gesehen.

Fig. 5. Ganzes Spermatozom aus dem Nebenhoden, von der Fläche gesehen; schwache Färbung mit Gentianaviolett. Spiralbildung unsichtbar geworden.

Fig. 6. Dessgleichen; Achsenfaden im Verbindungsstück deutlich, geht kontinuierlich in das Halsstück über.

Fig. 7. Geißel ohne Kopf, in konzentrierter wässriger Sublimatlösung untersucht, aus dem Nebenhoden. Halsstück und Endknopf des Achsenfadens sehr deutlich.

Fig. 8 u. 9. Vorderer Theil eines Spermatozoms aus dem Nebenhoden, in konzentrierter wässriger Sublimatlösung untersucht, von der Fläche gesehen.

Fig. 10. Dessgleichen, frisch in 0,75%iger Kochsalzlösung untersucht.

Fig. 11. Dessgleichen, aus dem Inhalt des Uterus, im März<sup>1</sup> untersucht. Spiralbildung im Verbindungsstück isolirt. Färbung mit Gentianaviolett.

Fig. 12. Dessgleichen, Kopf abgefallen; aus dem Uterus, im März untersucht. Halsstück und Endknopf des Achsenfadens sehr deutlich. Färbung mit Gentianaviolett.

Fig. 13—21. *Vesperugo pipistrellus* K. u. Blas.

Fig. 13. Ganzes Spermatozom aus dem Uterus (Januar), von der Fläche gesehen, in konzentrierter wässriger Sublimatlösung untersucht.

Fig. 14. Dessgleichen, von der Kante gesehen.

Fig. 15. Dessgleichen, von der Fläche gesehen; Spiralbildung nicht sichtbar; Längsschatten im Kopfe.

Fig. 16. Dessgleichen, aus einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparate, welches längere Zeit gelegen hatte und schon wieder etwas entfärbt war. Achsenfaden im Verbindungsstück sehr deutlich, kontinuierlich in das Halsstück übergehend.

Fig. 17. Dessgleichen; nach einem frisch gefärbten Deckglas-Trockenpräparat.

Fig. 18—20. Vorderer Theil dreier Spermatozomen, von der Fläche gesehen, aus dem Inhalt des Uterus (Januar), in konzentrierter wässriger Sublimatlösung untersucht.

Fig. 21. Dessgleichen, nach einem tingirten Deckglas-Trockenpräparate, wie Fig. 16. Spiralbildung nicht zu erkennen. Der Achsenfaden (*Af*) sehr deutlich, geht vorn in das Halsstück über und ragt am hinteren Ende des Verbindungsstückes eine kleine Strecke weit frei hervor.

Fig. 22. Geißel ohne Kopf von *Vesperugo noctula* K. u. Blas., aus dem Inhalt des Uterus im Januar untersucht, mit Gentianaviolett gefärbt. Endknopf und Halsstück des Achsenfadens deutlich. Spirale im vorderen Theile des Verbindungs-

<sup>1</sup> Die Thiere waren vom November bis März in der Gefangenschaft gehalten, so dass der Winterschlaf etwas verlängert wurde.



stückes isolirt; Achsenfaden (*Af*) im Hauptstück auf Strecken isolirt, Hülle desselben in Zerfall begriffen.

Fig. 23. Vorderes Ende des Verbindungsstückes einer Geißel ohne Kopf von *Vesperugo noctula* K. u. Blas.; Endknopf und Halsstück des Achsenfadens scheinen getheilt.

Fig. 24—28. Isolirte Verbindungsstücke aus dem Uterus von *Vesperugo noctula* K. u. Blas. Das ganze Thier macerirte vor der Untersuchung noch ca.  $4\frac{1}{2}$  Wochen in Wasser. Nach mit Safranin und Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparaten. Spiralbildung und streckenweise der Achsenfaden isolirt. Hülle stellenweise in Segmente zerfallen (Fig. 26, 27); dieselbe erscheint in Folge der langen Einwirkung der Maceration etwas schmaler.

Fig. 29—35. *Rhinolophus Ferrum equinum* K. u. Blas.

Fig. 29. Ganzes Spermatozoon aus dem Nebenhoden, frisch durch Osmiumsäuredämpfe fixirt, von der Fläche gesehen. Verbindungsstück erscheint wie gekörnelt; im hinteren Bereiche desselben ein Protoplasmaklumpchen; die hintere Grenze des Verbindungsstückes nicht deutlich; *gg*, die vordere Grenze der Hülle eines jeden Fadens.

Fig. 30. Vorderer Theil eines Spermatozoons von der Fläche gesehen; nach einem Präparate, welches nach Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe längere Zeit in verdünntem Glycerin gelegen hatte. Am hinteren Rande des stark aufgehellten Kopfes ein Endknöpfchen sichtbar. Die beiden Fäden im vorderen Theile des Verbindungsstückes sehr deutlich.

Fig. 31. Derselbe, ohne Kopf, nach einem frischen Präparat aus dem Nebenhoden. Endknöpfchen der beiden Fäden in verschiedener Höhe; *gg*, vordere Grenze des Verbindungsstückes, d. i. der Hülle der beiden Fäden.

Fig. 32. Nach einem zuvor durch Osmiumsäuredämpfe fixirten und sodann mit Safranin gefärbten Deckglas-Trockenpräparat. Die beiden Fäden sehr deutlich. Ein Endknopf am Hinterrande des Kopfes, von demselben durch einen sehr schmalen hellen Zwischenraum getrennt. Kopfkappe intensiv gefärbt. Das Vorderstück des Kopfes beginnt sich zu entfärben.

Fig. 33. Derselbe, Hülle des Verbindungsstückes nicht mehr sichtbar. Die zwei Fäden, d. i. die beiden Hälften des Achsenfadens, sind eine Strecke weit von einander abgewichen und endigen jeder mit einem intensiv gefärbten Endknöpfchen; die letzteren in verschiedener Höhe, so dass der eine Endknopf durch einen größeren Zwischenraum (Kittsubstanz) vom Hinterrande des Kopfes getrennt wird, als der andere. Kopfkappe intensiv gefärbt. Kopf bis auf das Hinterstück entfärbt.

Fig. 34. Dasselbe; Kopf bis auf das Hinterstück entfärbt.

Fig. 35. Vorderer Theil eines Spermatozoons aus dem Nebenhoden eines Individuums, welches längere Zeit in Wasser macerirt hatte. Vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes deutlich (*gg*). Kopfkappe abgefallen und aufgelöst. Trennung der beiden Fäden im Verbindungsstück.

#### Tafel XIV.

Fig. 36. Geißel eines Spermatozoons aus dem Uterus von *Vesperugo noctula* K. u. Blas.; aus einem Präparate, welches einige Tage in 0,80/oiger Kochsalzlösung unter dem Deckglas gelegen hatte, und dann mit Gentianaviolett gefärbt war. Endknopf und Halsstück des Achsenfadens sehr deutlich; Hülle im Hauptstück im Zerfall begriffen. Im Querspalt (*Sp*) zwischen Hülle des Verbindungsstückes und des Hauptstückes der Achsenfaden sichtbar.

Fig. 37—50. Maulwurf, *Talpa europaea* L.

Fig. 37. Ganzes Spermiosom aus dem Nebenhoden, frisch in 0,75%iger Kochsalzlösung untersucht. Zwei Linien im Halse (*Hl*) sichtbar; *gg*, die vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes.

Fig. 38. Isolirter Kopf aus demselben Präparat; die beiden vorderen Seitenränder desselben eingerollt.

Fig. 39. Dessgleichen; der vordere Theil des Kopfes umgebogen.

Fig. 40. Isolirter Kopf, aus einem mit Gentianaviolett tingirten Deckglas-Trockenpräparat, welches von mit Humor aqueus verdünntem und durch Osmiumdämpfe fixirtem Sperma aus dem Nebenhoden angefertigt war. Kopfkappe (*Kp*) intensiv dunkel violett gefärbt; ihr hinterer Rand etwas entfernt von dem vorderen Rand des intensiver gefärbten hinteren Kopftheiles.

Fig. 41. Dessgleichen; nur ein schmaler hinterer Theil des Kopfes intensiver gefärbt.

Fig. 42. Isolirter Kopf aus einem mit GRENACHER'S Alaunkarmin gefärbten Deckglas-Trockenpräparate, welches von mit Humor aqueus verdünntem und durch Osmiumsäuredämpfe fixirtem Sperma aus dem Nebenhoden angefertigt wurde. Kopfkappe farblos, nur der Kopf gefärbt.

Fig. 43. Isolirte Kopfkappe aus dem frisch untersuchten Inhalt des Nebenhodens.

Fig. 44 u. 45. Von der Kopfkappe befreite Köpfe aus dem Inhalt des Nebenhodens. Schwache Färbung mit Gentianaviolett.

Fig. 46. Aus einem Präparat aus dem Hoden, welches einige Stunden in 0,8%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase gelegen hatte. Kopf von der Kopfkappe befreit. Hülle des Verbindungsstückes aufgelöst, so dass der Achsenfaden (*Af*) isolirt ist; der vordere Theil des letzteren geht in zwei Fäden aus einander; Endknöpfchen noch nicht sichtbar. Hülle im Hauptstück (*H*) intakt, so dass sich das Hauptstück scharf von dem feineren Achsenfaden absetzt.

Fig. 47. Vorderer Theil einer Geißel ohne Kopf, aus dem Inhalt des Nebenhodens, schwache Färbung mit Gentianaviolett; *gg*, vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes. Zwei Endknöpfchen (*EkeE*); jetzt sehr deutlich; zwischen *EkeE* und *gg* die beiden Fäden des Halsstückes des Achsenfadens (vgl. Fig. 37 *Hl*).

Fig. 48—50. Aus einem Hodenpräparat, welches einige Stunden in 0,8%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase gelegen hatte. Vordere Geißeltheile, von denen der Kopf abgefallen ist. Die Spiralhülle im Verbindungsstück aufgelöst, so dass der Achsenfaden entblößt ist. In Fig. 48 ist der vordere Theil des letzteren in zwei Hälften zertrennt, in Fig. 49 und 50 auch der mittlere und hintere Theil. Die vorderen Enden der beiden Fäden tragen jeder ein jetzt sehr deutliches Endknöpfchen. Die Hülle im Hauptstück (*H*) noch erhalten, so dass sich das letztere von dem feineren Achsenfaden scharf abgrenzt.

Fig. 51—56. Dachs (*Meles Taxus* Blas.).

Fig. 51. Ganzes Spermiosom aus dem Nebenhoden; das Präparat war nicht mehr ganz frisch. Zwei Linien im Halse sichtbar; Endknöpfchen noch nicht zu erkennen.

Fig. 52. Kopf mit vorderem Geißeltheil, nach einem mit Safranin gefärbten Deckglas-Trockenpräparat. Kopf bereits wieder verblasst und fast farblos geworden; nur der vordere gerade Rand des Hinterstückes und der gebogene Vorderrand des Innenkörpers in Gestalt deutlich abgegrenzter Linien sichtbar; der Hinterrand des Kopfes gleichfalls noch intensiv gefärbt. Im Halse (*Hl*) die beiden Fäden des

Halsstückes des Achsenfadens und ganz besonders die beiden intensiv gefärbten Endknöpfchen sichtbar; die letzteren sind von dem Einschnitt am hinteren Rande des Kopfes durch eine sehr schmale helle Linie (Kittsubstanz) getrennt.

Fig. 53. Dasselbe; Hinterstück des Kopfes noch intensiv gefärbt und scharf nach vorn abgegrenzt. Fig. 52 und 53 in etwas kleinerem Maßstabe gezeichnet als Fig. 51.

Fig. 54. Vorderes Geißelende ohne Kopf aus dem Nebenhoden. *gg*, vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes; *EkeK*, die beiden Endknöpfchen. Zwischen *EkeK* und *gg* die beiden Fäden des Halsstückes des Achsenfadens.

Fig. 55. Dasselbe, etwas stärker vergrößert gezeichnet.

Fig. 56. Vorderes Geißelende ohne Kopf, nach einem mit Safranin gefärbten Deckglas-Trockenpräparat, welches von mit 0,75%iger Kochsalzlösung verdünnten Sperma (ohne Osmiumsäure-Fixierung) angefertigt war. Spiralhülle im Verbindungsstück aufgelöst, so dass der Achsenfaden isolirt ist. Nach vorn geht derselbe in zwei Fäden aus einander, von denen ein jeder ein Endknöpfchen trägt. Vordere Grenze des Hauptstückes (*H*), dessen Hülle noch erhalten ist, setzt sich scharf vom Achsenfaden ab.

Fig. 57 u. 58. Spermatozoonköpfe vom Hund, Sperma aus dem Nebenhoden, nach einem mit Gentianaviolett gefärbten Trockenpräparat, welches ca. vier Jahre im Dunkeln aufbewahrt und schon sehr verblasst war. Hinterstück des Kopfes noch intensiv gefärbt.

Fig. 59—61. Spermatozoonköpfe vom Kaninchen, aus dem Nebenhoden, nach zuvor mit Osmiumsäuredämpfen fixirten, sodann mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparaten, welche drei Jahre im Dunkeln aufbewahrt waren. An allen das Hinterstück intensiv gefärbt und nach vorn scharf abgegrenzt; in Fig. 59 die helle Innenkuppe nur verschwommen, in Fig. 60 und 61 dagegen scharf begrenzt. In Fig. 59 und 60 der Rand des Vorderstückes dunkel kontourirt.

Fig. 62. Vorderer Theil eines Spermatosoms aus dem Nebenhoden einer frischen menschlichen Leiche; nach einem mit Osmiumsäure fixirten und mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparat. Hülle des Verbindungsstückes aufgelöst, im Hauptstück dagegen noch erhalten; Achsenfaden im Verbindungsstück isolirt, Endknopf desselben noch nicht sichtbar.

Fig. 63. Dessgleichen, ohne Kopf. Endknopf des Achsenfadens sichtbar.

Fig. 64—68. Fischotter (*Lutra vulgaris* Erxl.), Sperma aus dem Nebenhoden.

Fig. 64. Isolirter Kopf, aus einem Präparate, welches 24 Stunden unter dem Deckglase in 0,75%iger Kochsalzlösung gelegen hatte und sodann mit Gentianaviolett gefärbt war. Kopfkappe (*Kp*) ist abgehoben und erscheint auf ihrer Oberfläche etwas rauh.

Fig. 65. Ganzes Spermatosom; Kopfkappe glockenartig abgehoben. Hals (*Hl*) deutlich, Endknöpfchen nicht sichtbar; *gg*, vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes.

Fig. 66. Dessgleichen; Kopfkappe entfernt; Kopf von der Geißel abgelöst; zwei Endknöpfchen sind sichtbar geworden.

Fig. 67 u. 68. Isolirte Köpfe, aus einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparat, welches zwei Jahre im Dunkeln aufbewahrt war. Vorderstück (*Vst*), Hinterstück (*Hst*) und Centralkörper (*Ch*) sehr deutlich. In Fig. 68 scheint sich der hintere Rand des Vorderstückes ein wenig retrahirt zu haben, so dass die Kanten desselben etwas dunkler erscheinen und eine überaus zarte helle schmale Querlinie vor der vorderen Grenze des Hinterstückes sichtbar wird.



Fig. 69—71. Aus dem Nebenhoden des Schafbockes; aus einem durch Osmiumsäuredämpfe fixirten und mit Gentianaviolett tingirten Deckglas-Trockenpräparat, welches vier Jahre im Dunkeln aufbewahrt wurde.

Fig. 69. Kopf und vorderer Geißeltheil. Vorderer Rand des Kopfes dunkel kontourirt. Hals (*Hl*) deutlich; *g*, vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes; Endknopf nicht sichtbar.

Fig. 70. Vorderes Geißelende. Endknopf sichtbar. *g*, vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes.

Fig. 71. Isolirter Kopf. Vorderrand des Kopfes dunkel kontourirt. Hinterstück scharf abgegrenzt; vordere Grenze der Innenkuppe verschwommen.

Fig. 72—76. Aus dem Nebenhoden des Schweines. Aus durch Osmiumsäuredämpfe fixirten und mit Gentianaviolett tingirten Deckglas-Trockenpräparaten, welche vier Jahre im Dunkeln aufbewahrt waren.

Fig. 72. Kopf und vorderer Geißeltheil. Vorn breiter Kappenrand; Hinterstück scharf abgegrenzt. Im Halse zwei ein wenig divergirende Fäden sichtbar, welche durch einen hellen Raum von einander getrennt werden; *g*, vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes. Innenkuppe noch nicht deutlich.

Fig. 73. Dessgleichen, aber der Kappenrand schmal, scharf begrenzt und halbkreisförmig.

Fig. 74 u. 75. Isolirte Köpfe; wie Fig. 72, aber die Innenkuppe vom Vorderstück sehr scharf abgegrenzt. Über die schmale helle Linie vor der vorderen Grenze des Hinterstückes in Fig. 75, vgl. Fig. 68.

Fig. 76. Spermatozoon mit größerem Kopf und, wenigstens im Verbindungsstück, doppelter Geißel; aus dem Nebenhoden des Schweines.

Fig. 77—79. Aus dem Nebenhoden vom Stier, aus mit Osmiumsäuredämpfen fixirten und mit Gentianaviolett tingirten Deckglas-Trockenpräparaten, welche einige Zeit dem Sonnenlichte ausgesetzt waren.

Fig. 77. Kopf und vorderer Geißeltheil. Seitenränder von der vorderen Grenze des Hinterstückes an und Vorderrand des Kopfes dunkel kontourirt. Centalkörper deutlich. Hals sehr schmal; am hinteren Kopfrande das Endknöpfchen sichtbar. Hinterstück des Kopfes dunkel gefärbt, nach vorn scharf begrenzt.

Fig. 78. Dessgleichen; zwischen dem dunkeln Randkontour und dem gefärbten Theil des Vorderstückes ein schmaler heller Saum.

Fig. 79. Isolirter Kopf; die Kopfkappe (*Kp*) ist vom Vorderstück des Kopfes abgehoben.

Fig. 80 u. 81. Aus dem Nebenhoden des Meerschweinchens; aus einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparat.

Fig. 80. Kopf und vorderer Geißeltheil. Kopfkappe intensiv gefärbt, hat sich vom Kopfe hinten etwas abgelöst. Achsenfaden im Verbindungsstück, dessen Hülle zum Theil aufgelöst ist, intensiv gefärbt und deutlich sichtbar.

Fig. 81. Dessgleichen; die Kopfkappe ist abgetrennt.

Fig. 82. Aus dem Hoden des Hengstes, nach Zusatz von verdünntem Glycerin und nach schwacher Färbung mit Gentianaviolett. Kopf und vorderer Geißeltheil. Endknopf nicht sichtbar. Im vordersten Theile des Verbindungsstückes haben sich noch einige Spiralwindungen erhalten; im mittleren und hinteren Theile desselben ist die Spirale aufgelöst, so dass der in zwei Hälften zerlegte Achsenfaden frei liegt. Hülle im Hauptstück erhalten.

Fig. 83. Dasselbe. Vorderer Geißeltheil ohne Kopf; Endknöpfchen (*Ek*) deutlich.

Fig. 84. Aus dem Hoden des Schweines, nach Zusatz von verdünntem Glycerin

und nach schwacher Färbung mit Gentianaviolett. Kopf und vorderer Geißeltheil; am vorderen Ende des Verbindungsstückes noch zwei Spiralwindungen erhalten. Im Halse zwei Fäden deutlich. Der entblößte Achsenfaden (*Af*) in zwei von einander abstehende Fäden zerspalten, zwischen welchen eine feinste Fibrille sichtbar ist. Endknöpfe nicht zu sehen. Hülle des Hauptstückes erhalten.

Fig. 85. Dasselbe, Kopf abgefallen. Der im Verbindungsstück von seiner Hülle befreite Achsenfaden vorn und hinten in zwei Fäden zerlegt, von denen ein jeder am vorderen Ende ein Endknöpfchen trägt.

#### Tafel XV.

Fig. 86—90. Aus dem Nebenhoden der Ratte.  $F = M$ , Geißeln ohne Kopf; *G*, hintere Grenze des Verbindungsstückes.

Fig. 86. 16 Tage in Wasser macerirt. Spiralbildung im ganzen Verbindungsstück wieder deutlich geworden. Hülle des Hauptstückes im Zerfall begriffen, im unteren Theile der Geißel zum größten Theil aufgelöst, so dass der Achsenfaden (*Af*) entblößt ist; der letztere hier an einer Stelle in zwei Fäden zerspalten.

Fig. 87. 22 Tage in Wasser macerirt. Spiralbildung der Hülle des Verbindungsstückes sehr deutlich, im vorderen Theile aufgelöst, so dass der in sieben ungleich dicke Fasern und Fibrillen zersplitterte Achsenfaden frei zu Tage tritt. Hülle des Hauptstückes in ganzer Ausdehnung aufgelöst, so dass der Achsenfaden hier völlig isolirt ist; im oberen Theile ist derselbe in zwei Hälften getrennt.

Fig. 88. 22 Tage in Wasser macerirt, Spiralbildung sehr deutlich, zum Theil in Segmente zerfallen; hier und da sind größere Stücke der spiralförmigen Hülle herausgebrockelt, so dass der Achsenfaden sichtbar ist. Der durch Auflösung der Hülle im Hauptstück isolirte Achsenfaden in ganzer Ausdehnung in drei Fäden (*FbFbFs*) zerlegt, von welchen der dickere (*Fs*) oben und unten wiederum in zwei Hälften auseinander weicht.

Fig. 89. Dasselbe; der im Verbindungsstück unterhalb der Mitte desselben frei liegende Achsenfaden in zwei Hälften gespalten; im Hauptstück der völlig entblößte Achsenfaden in drei ungleich dicke Fädchen zerfallen.

Fig. 90. 20 Tage in Wasser macerirt. Der vordere Theil des Verbindungsstückes ist abgebrochen; ein frei hervortretender Theil des Achsenfadens in mehrere ungleich dicke Fasern aufgesplittert. Die im Zerfall begriffene Hülle des Hauptstückes zum Theil noch erhalten. Der Achsenfaden im Hauptstück an mehreren Stellen isolirt, an einer Stelle in vier ungleich dicke Fasern zerlegt.

Fig. 91. Ganzes Spermatozoon aus dem Hoden des Schafbockes, in verdünntem Glycerin nach schwacher Gentianafärbung untersucht. Zarte, kaum gefärbte Kopfkappe (*Kp*) nur wenig von dem Vorderstück abgehoben. Achsenfaden und Verbindungsstück isolirt, in der unteren Hälfte in zwei Fäden auseinander gewichen. Hülle des Hauptstückes erhalten.

Fig. 92. Kopf und vorderer Geißeltheil eines Spermatozoons aus dem Nebenhoden vom Stier, frisch mit Gentianaviolett gefärbt.

Fig. 93. Isolirter Kopf aus dem Nebenhoden des Stiers, nach einem mit Osmiumsäuredämpfen fixirten und mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparate, welches einige Zeit dem Sonnenlichte ausgesetzt war. Randkontour, Vorderstück, Hinterstück und Innenkuppe des Kopfes deutlich, vgl. Fig. 78.

Fig. 94. Aus dem Nebenhoden des Schweines, 17 Tage in Wasser macerirt, Gentianafärbung. Ganzes Spermatozoon; Spirale des Verbindungsstückes wird sicht-

bar; die beiden Fäden des Halsstückes (*Hls*) im Halse deutlich; Endknopf nicht zu sehen; *g*, vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes.

Fig. 95. Dasselbe, Geißel ohne Kopf. Die beiden Fäden des Halsstückes mit den beiden an einander stoßenden Endknöpfchen sehr deutlich; *g*, vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes.

Fig. 96—99. Aus dem Nebenhoden des Maulwurfs, *Talpa europaea* L. 17 Tage in Wasser macerirt; Gentianafärbung. Fig. 96, ganze Geißel, Fig. 97—99, vordere Geißelenden. *g*, vordere Grenze der Hülle des Verbindungsstückes. Die beiden Fäden des Halsstückes und die Endknöpfchen sichtbar. Spiralbildung im Verbindungsstück deutlich, zum Theil mit Querzerfall. Hülle des Achsenfadens stellenweise aufgelöst, so dass der letztere frei liegt (vgl. Fig. 37 und 47—50).



# Die Spongienfauna des rothen Meeres.

Von

Professor Dr. C. Keller in Zürich.

(II. Hälfte <sup>1</sup>.)

---

Mit Tafel XVI—XX.

---

Die äußerst formenreiche Ordnung der Monactinelliden ZITTEL's, wenn auch noch nicht von allen Autoren als einheitliche Gruppe anerkannt, hat der systematischen Gliederung von jeher nicht geringe Schwierigkeiten entgegengesetzt. Biagsamkeit der Form und Anpassungsfähigkeit erreichen hier wohl den höchsten Grad der Entwicklung innerhalb des ganzen Spongienstammes, daher das Dominiren der Monactinelliden in allen Meeren, ganz besonders in den wärmeren.

Um der Organisationshöhe einen bestimmten Ausdruck zu verleihen, vertheilte ich im I. Theil dieser Arbeit die einzelnen Familien auf die beiden Unterordnungen der Oligosilicina und Oligoceratina. Genetisch betrachtet, bilden letztere die Ausgangsform und sind als solche die primäre Gruppe. Damit soll jedoch nicht ausgedrückt werden, dass sie hinsichtlich ihrer Organisation durchweg die primitiveren Verhältnisse darbieten. Im Gegentheil neigen ja gegenwärtig fast alle Spongiologen der Ansicht zu, dass von ihnen aus durch die Oligosilicina hindurch bis zu den Hornschwämmen eine ununterbrochene Entwicklungsreihe sich verfolgen lässt, welcher das Gepräge stetiger Degeneration oder zum mindesten einseitiger Entwicklung deutlich anhaftet. Auf die äußeren, mechanischen Ursachen, welche meiner Ansicht nach diese Entwicklungsrichtung herbeiführen mussten, versuche ich später eingehend einzutreten, hier sei nur angedeutet, dass sie wohl aufs innigste mit der vertikalen Verbreitung zusammenhängt.

Die Oligoceratina bieten denn auch mannigfaltigere Bauverhältnisse dar, stimmen aber alle darin überein, dass ihre Sponginsubstanz spärlich ausgeschieden wird oder ganz fehlt und die Kieselbildungen überwiegend sind.

<sup>1</sup> Siehe diese Zeitschrift Bd. XLVIII. 4889. p. 344.

### Skelett der Oligoceratina.

#### a. Spongin.

Die Familien der Tethyidae und Chondrosidae lassen gar kein nachweisbares Spongin erkennen. Dasselbe fehlt wohl auch bei den Placospongiden, tritt dagegen bei den ihnen nahe verwandten Spirastrellen auf, wenigstens finde ich solches bei *Spirastrella decumbens*, allerdings in einer ungewohnten Form. Diese inkrustirende Art überzieht die Unterlage mit einer dünnen, basalen Sponginplatte, den Unebenheiten derselben genau folgend. Von ihr erheben sich dünne, senkrechte Sponginlamellen, mit den benachbarten oft verlöthet und ein unregelmäßiges Fachwerk bildend. Die obere Partie des Schwammes ist gänzlich sponginfrei.

Wir haben hier offenbar eine Bildung vor uns, wie sie kürzlich E. HAECKEL bei Tiefseehornschwämmen entdeckt hat und bei der neuen Gattung *Cerelasma* beschrieb<sup>1</sup>.

Die Suberitae sind zum Theil ganz sponginfrei, doch wird die Sponginsekretion zuweilen nicht unbedeutend und bei *S. incrustans*, einer sehr elastischen Art, treten an einzelnen Stellen im Inneren des Gewebes eigentliche Fasernetze auf mit deutlicher Schichtung der Fasern (Taf. XVII, Fig 20).

Bei den Renieriden mit netzförmiger Anordnung der Nadeln werden Sponginbildungen allgemeiner. Sie dienen zum Verkitten der Nadelenden, die Substanz ist spärlich und farblos, eine Ausnahme bildet die neue Gattung *Damiria*.

Im Ganzen sind die Renieren brüchig, im trockenen Zustande ist ihre Elasticität höchst gering. Aber ich finde auch typische Repräsentanten, welche sich durch eine hohe Elasticität auszeichnen.

Die genauere Analyse ergibt, dass bei ihnen Faserzüge (oft von bedeutender Dicke) von Nadeln auftreten, welche ganz in Spongin eingehüllt sind. Es sind dies Arten, welche in stark bewegtem Wasser leben und mit Hilfe dieser Einrichtungen die nöthige Biegefestigkeit erlangen.

#### b. Kieselbildungen.

Gegenüber den mit Fasernetzen versehenen Kieselhornschwämmen ergibt sich in dieser Unterordnung ein weit größerer Reichthum von Nadelformen. Die monaxonen Kieselgebilde prävaliren meistens oder sind ausschließlich vorkommend. Daneben finden sich vielfach Spiraster,

<sup>1</sup> ERNST HAECKEL, Report on the Deep-Sea Keratosa. Challenger Reports. XXXII. 4889.

Sterraster, Oxyaster, Tyaster oder Sphaere mit vielfachen Übergängen. Hinsichtlich der Nadelbezeichnungen schließe ich mich genau der von SCHULZE und LENDENFELD<sup>1</sup> vorgeschlagenen Terminologie an. Es wird durchaus nöthig sein, einmal eine einheitliche Bezeichnung einzuführen, damit dem bisherigen Wirrwar ein Ende gemacht wird, denn bisher ist eine Artbestimmung so zu sagen nur dadurch ermöglicht, dass man für jeden Autor einen besonderen Schlüssel anlegt. Die SCHULZE-LENDENFELD'sche Terminologie ist im Ganzen so einfach, dass sie von jedem Autor adoptirt werden kann.

Hinsichtlich des Skelettes finden wir in der Familie der Chondrosiden eine starke Rückbildung bis zum völligen Schwund aller Kieselkörper, in der Familie der Placospongiadae findet umgekehrt eine Steigerung sowohl nach Masse als nach Formenreichtum der Kiesel-spicula statt und das Extrem der Entwicklung macht sich hier in dem Auftreten eines deutlichen Achsenskelettes und Rindenskelettes bemerkbar. Ein besonderes Rindenskelett findet sich auch häufig, wenn auch schwächer ausgebildet, bei den Renieridae und hat sich von diesen aus zu den Chalinidae vererbt.

Radiär verlaufende Nadelbündel kommen mehrfach vor, am vollkommensten erscheinen sie bei den Tethyadae, wo sie von einem centralen Nucleus entspringen. Dieselbe Anordnung wird uns bei den Tetractinellidae wieder begegnen und zwar in so übereinstimmender Form, dass wir sie nicht als einfache Analogie, sondern als eine wahre Homologie aufzufassen haben.

### Kanalsystem.

In den höher stehenden Familien reiht es sich eng an dasjenige der Chaliniden an und ist noch vorwiegend nach dem 3. Typus gebaut. Im Allgemeinen auffallend reich entwickelt, ist es zur Durchströmung sehr geeignet. Die zahlreichen Dermalporen sind meist mikroskopisch und führen in senkrecht verlaufende Kanäle oder Subdermalräume. Letztere sind besonders umfangreich bei *Tedania assabensis*. In einzelnen Fällen (*Tedania*, *Terpios*, *Sapline*) überwiegt das Kanalwerk derart, dass der Schwamm ein System von Lakunen bildet, welche durch dünne Mesodermscheidewände getrennt erscheinen.

Bei zwei dünnwandigen, röhrenförmigen Renieren (*R. elastica* und *R. syconoides*) sind die geraden Zufuhrrohren ausgesprochen radial gruppiert, ähnlich wie bei den Syconen unter den Kalkschwämmen. Bei diesen Arten herrscht auch ausgesprochene Lipostomie.

<sup>1</sup> F. E. SCHULZE u. R. v. LENDENFELD, Über die Bezeichnung der Spongiennadeln. Abh. d. königl. Akad. d. Wissensch. Berlin 1889.



Bei den tieferstehenden Familien überwiegt ein Kanalsystem nach dem vierten Typus, insbesondere bei den mit einer deutlichen Rinde versehenen Gattungen. Die Einzelheiten hat SCHULZE bei den Chondrosiden zunächst verfolgt: Enge zuführende Kanäle vereinigen sich zu größeren Stämmen, an deren baumförmigen Verzweigungen die kleinen, kugeligen Geißelkammern sitzen. Das abführende Kanalsystem verhält sich analog. Anklänge an den Kanalbau dieser Familie finden sich auch noch deutlich bei der Gattung Suberites. Enge daran schließt sich das Verhalten bei den Tethyaden, nur kommen in der geißelkammerfreien Rinde zahlreiche intercorticale und subcorticale Räume hinzu. Das weiche Parenchym ist erfüllt mit kleinen, sphärischen Geißelkammern, deren Umgebung ein zellenreiches und körnchenreiches Mesoderm ist.

Höchst eigenartige Verhältnisse finden sich bei Placospongia. Hier besteht die Rinde aus länglichen Platten, deren aufgewulstete Ränder in vorspringenden Kanten zusammenstoßen. Diese Kanten enthalten schlitzförmige und verschließbare Oscula. Unter der Rinde verläuft auf der einen Seite ein fast die Hälfte des Durchmessers einnehmender Raum, welcher der zur Seite gedrängten, excentrischen Kieselachse parallel läuft. Es sind dies wohl riesige Subdermalräume.

Röhrenförmige Arten treten in dieser Abtheilung zurück. Bemerkenswerth ist, dass neben einigen Renieren auch Suberites mastoideus entschieden röhrig ist und einen weiten Gastralraum besitzt. Es ist dies auch die einzige Form, bei welcher ich die Bildung von einem Pseudosculum und Pseudogaster häufig und stark entwickelt fand.

### Klassifikation.

Die Systeme von VOSMAER und LENDENFELD zeigen einen großen Fortschritt in der naturgemäßen Gruppierung der so schwankenden Abtheilung der monaxonen Kieselschwämme. So umfasst der von ihnen angenommene Formenkreis der Clavulina eine Anzahl nahe verwandter Familien. Etwas heterogener sind die Halichondrina. Einen weiteren Fortschritt dokumentirt das von RIDLEY und DENDY aufgestellte System, dem ich mich am nächsten anschließe, wenn ich auch ihre beiden Unterordnungen fallen lasse.

Ich stimme ferner den Autoren bei, dass ihre Homorrhaphidae einen engeren verwandtschaftlichen Zusammenhang der Renieren und Chaliniden ausdrücken; aber diese Gruppe bedeutet mehr als eine einfache Familie. Das Auftreten eines zusammenhängenden Sponginfaserskelettes im Schwammorganismus ist ein so bedeutungsvolles Moment, dass ich die Chaliniden als Familie und nicht als Subfamilie auffasse, demgemäß die Renieriden zum gleichen Rang erhebe.

Den letzteren nahestehend und koordinirt sind die Heterorrhaphidae von RIDLEY und DENDY.

Über die Spongilliden und ihre Stellung wird der folgende Abschnitt handeln.

Mit dem allgemeineren Auftreten von geknöpften Nadeln beginnt der Clavulinenkreis VOSMAER's. Seine oberste Familie der Suberitae ist scharf zu umgrenzen und durch das Fehlen von Microscleren charakterisirt.

Unmittelbar an diese schließt die Familie der Spirastrelliden, der vorigen im äußeren Habitus sehr ähnlich, aber mit zahlreichen Spirastern.

Neu und vielleicht überraschend mag es erscheinen, dass ich hier auch die Familie der Placospongidae einreihe.

Alle Autoren, welche dieselbe bisher näher behandelten oder untersuchten, stellten sie unbedenklich zu den Tetractinelliden und zwar in die nächste Nähe der Geodien. So GRAY, OSCAR SCHMIDT, CARTER und auffallenderweise auch SOLLAS in seiner Monographie der Challenger-tetractinelliden.

Placospongia ist allerdings eine höchst eigenthümliche Spongie, welche, wie die Geodien, eine mit Kieselkugeln dicht erfüllte sehr harte Rinde besitzt, aber tetraxone Nadelformen fehlen durchaus. Geknöpfte Nadeln, zerstreut oder zu Zügen geordnet, sind dagegen sehr zahlreich.

LENDENFELD ist der Einzige, welcher auf diesen Befund hin an dem geodienartigen Charakter vorübergehend zu zweifeln begann, sich dann aber durch das Vorkommen von Kieselkugeln wieder von der richtigen Erkenntnis abbringen ließ. Hätte er Gelegenheit gehabt, die Form eingehender zu untersuchen, so hätte er ihr ohne Zweifel die richtige Stelle angewiesen.

Diese aberrante Form gehört wegen der geknöpften Nadeln in den Clavulinakreis hinein. Analysirt man die Kieselkugeln näher, so ergibt sich sofort, dass dieselben aus Spirastern hervorgegangen sind. Man findet im Schwammgewebe zwischen Kugeln, Spirastern und bedornten Stäben alle möglichen Zwischenformen und die Affinität zur Spirastrella ist eine unleugbare.

Die Familie der Tethydae war in ihrer Stellung lange Zeit unklar.

VOSMAER hat ihr in der Nähe seiner Clavulinen einen richtigen Platz angewiesen und für sie die besondere Unterordnung der Pseudo-tetraxonia geschaffen. In der That steckt der Tethydenkreis mit seiner Organisation noch halb in den Tetractinellidae.

Auffallenderweise berücksichtigen RIDLEY und DENDY in ihrer umfangreichen Monographie der Challenger-Monactinelliden die Familie

gar nicht und erst SOLLAS nimmt sich derselben an und erklärt sie im Anhang seiner Monographie als monaxone Kieselschwämme.

LENDENFELD hebt sodann die Pseudotetraxonia ganz auf<sup>1</sup> und weist die ihr zugehörigen Gattungen einfach zu den Clavulinen, ein Verfahren, das ganz richtig ist, denn sie enthalten die Stammformen derselben.

Noch schwankender ist bisher die Stellung der Chondrosidae (im weiteren Sinne) geblieben. VOSMAER und LENDENFELD schufen für sie die besondere Unterordnung der Oligosilicina.

Ich habe dieselbe fallen gelassen, beziehungsweise den Namen in ganz anderem Sinne verwendet. Ihre Organisation weist auf die Tethyden hin, Kanalsystem und Rinde bleiben, dagegen fallen zunächst die Stabnadeln, im Weiteren auch die Aster und Sphaeraster weg. Die Chondrosiden bilden einen direkten, aber degenerirten Ausläufer und stehen zu den Tethyden in demselben Verhältnis, wie die Hali-sarciden zu dem einen Hauptzweig der Hornschwämme.

Die hier behandelten Oligoceratina oder niederen monaxonen Kieselschwämme vertheilen sich also auf folgende Familien:

- I. Renieridae.
- II. Heterorrhaphidae.
- III. Suberitidae.
- IV. Spirastrellidae.
- V. Placospongidae.
- VI. Chondrosidae.
- VII. Tethydae.

Hinsichtlich der nun hier eingereihten Spirastrellidae sei hinzugefügt, dass die von den Autoren und auch von mir denselben zugewiesene Gattung Latrunculia, wie auch schon LENDENFELD bemerkt, eine etwas isolirte Stellung einnimmt. Man könnte für dieselbe vielleicht passend die besondere Familie der Latrunculidae aufstellen.

#### Phylogenetischer Zusammenhang der oligoceratinen Monactinellidae.

Das genetische Verhältnis der sponginarmen oder sponginfreien monaxonen Kieselschwämme ist weit weniger einfach und übersichtlich als die sehr klar zu übersehende Entwicklungsreihe, welche zu den Chaliniden und Hornschwämmen bis in ihre letzten Ausläufer führt.

Dass aber die Wurzel in den Tetractinelliden zu suchen ist, darüber waltet heute wohl kaum mehr ein Zweifel ob. SCHULZE hat an den Plakiniden nachgewiesen, dass ein Theil der Diacte und Monacte durch

<sup>1</sup> R. v. LENDENFELD, Das System der Spongien. Frankfurt a. M. 1890.



einfache Reduktion von vierstrahligen Nadeln abzuleiten ist und in seiner Monographie der Hexactinelliden äußert er sich dahin: »The supposition is legitimate, that all the monaxonia, and the Keratosa which have probably developed from them, have originated from the stem of the Tetraxonia.«

Der Übergang erfolgte durch die Tethyaden hindurch, welche wegen des Fehlens aller tetraxonen Gebilde den monaxonen Kiesel Schwämmen zugerechnet werden müssen, im Übrigen aber in ihrer gesamten Organisation aufs innigste mit gewissen Formenreihen der Tetractinelliden verknüpft sind. Dieser Thatsache ist VOSMAER dadurch gerecht geworden, dass er für sie die Unterordnung der Pseudo-tetraxonia schuf und sie vor die mit geknöpften Nadeln erfüllten Clavulina stellte.

SOLLAS sagt: »The Tethyidae must be traced backwards towards a Placinaid ancestor in order to explain the arrangement of the skeleton, which evidently depends on their mode of growth.«

Gegenüber SOLLAS muss der Einwand erhoben werden, dass eine direkte Herleitung aus Plakiniden desswegen nicht sehr wahrscheinlich ist, weil die Tethyaden aufs engste mit den Tetilliden zusammenhängen. Die Übereinstimmung in der Organisation geht bis ins Einzelne — man vergleiche die Anordnung des Kanalwerkes, die radialen Nadelzüge, welche einen centralen Nucleus bilden, sowie den Bau der Rinde, so wird man unschwer die engen Beziehungen von Tethya zu den Gattungen Craniella, Cinachyra und Chrotella herausfinden.

Der Übergang zu den Tethyaden scheint von Craniella-ähnlichen Formen durch die Gattungen Tethyopsilla und Proteleia vermittelt. Beide Gattungen besitzen nur noch wenige rudimentäre Vierstrahler. Bei den Tethyen ist deren Ausfall ein vollständiger, aber es gewinnt jetzt eine Beobachtung von LENDENFELD an Interesse, nach welcher hier in den Stabnadeln zuweilen kurze, seitliche Achsenfäden vorkommen. Er betrachtet sie als atavistische Bildung, welche auf die tetraxone Nadelform zurückweist<sup>1</sup>.

Andererseits deutet das Auftreten von geknöpften Nadeln auf den Kreis der Clavulina hin und es scheint mir sehr naturgemäß, dass eine Entwicklung nach dieser Richtung zunächst stattgefunden hat.

Demnach ist die Stellung der Tethyaden eine ungemein klare; sie sind das Bindeglied zwischen den tetraxonen und monaxonen Kiesel Schwämmen, ihre Organisation steht in der Mitte zwischen beiden. Wo man sie unterbringen will, ist Sache des subjektiven Ermessens, ich

<sup>1</sup> R. v. LENDENFELD, Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. Diese Zeitschr. Bd. XLVIII. 1889.

würde es eben so richtig halten, sie ans Ende der Tetillidenreihe zu stellen, wie sie als Anfang der Clavulinenreihe zu betrachten.

Als einen Ausläufer, der hier direkt ansetzt, betrachte ich die in ihrer Stellung so schwankend gebliebenen Chondrosidae mit den Gattungen *Astropeplus*, *Grayella*, *Chondrilla* und dem Schlussglied *Chondrosia*. Es ist ein Ausläufer mit entschieden degenerativem Charakter, die wesentliche Umbildung, resp. Rückbildung betraf die Stabnadeln und die Aster. Wie die neue *Chondrilla globulifera* andeutet, wurden die *Sphaeraster* zu Sphaeren reducirt und fielen schließlich ganz aus — das Endglied ist eine nadelfreie, skelettlose Form.

Von den Tethyidae aber setzte sich der Hauptzweig in die Spirastrellidae und Suberitidae fort. Erstere waren mir früher in ihrer Herkunft unklar und letztere ließ ich aus Renieriden hervorgehen — mit Unrecht, wie ich jetzt einsehe. Sicherlich stehen beide Familien einander sehr nahe, nicht nur im äußeren Habitus, sondern auch im anatomischen Bau. Beide haben vermuthlich eine gemeinsame Wurzel und die von SOLLAS aufgestellte, mit einer Rinde versehene Familie der Scolopidae steht der gemeinsamen Stammform offenbar sehr nahe. Statt *Oxyaster* und *Sphaeraster* treten *Spiraster* auf, welche aber sich nur in der Richtung der Spirastrellen erhalten und hier in einem sonderbaren Seitenzweig, den Placospongien, eine Zunahme und successive Umwandlung zu Kieselkugeln erfahren, welche eine äußerst harte Rinde und eine feste Achse erzeugen. Diese mit Kieselkugeln erfüllte Rinde bildet eine Konvergenzerscheinung zu den Geodien, welche so täuschend ist, dass sie bisher alle Forscher auf eine unrichtige Fährte geführt hat. Stark in den Vordergrund treten geknöpfte Nadeln. Diese kommen übrigens schon bei *Columnitis* vor und wurden von mir gelegentlich auch bei *Tethya seychellensis* beobachtet. LENDENFELD hat daher, wie schon oben angedeutet wurde, eine gewisse Berechtigung, wenn er in seinem neuesten Spongiensystem die *Pseudotetraxonia* unterdrückt und sie einfach den *Clavulina* einverleibt. Eine radiale Anordnung der Nadelbündel vermag sich nach beiden Richtungen noch zu erhalten. Ich finde sie bei *Placospongia* noch und sehr deutlich bei *Suberites incrustans* bis tief ins Schwammgewebe. Meistens lässt sie sich nur noch in der Rinde verfolgen oder wird ganz unterdrückt.

Weniger klar erscheint auf den ersten Moment die Herkunft der Renieriden. Doch scheint mir ihre Ableitung von gewissen Suberitiden nicht allzu schwer. Bei den letzteren sehen wir einen successiven Übergang von massigen Formen zu mehr inkrustirenden Arten, welche schließlich in den Rohrschwämmen (*Vioa* etc.) einen parasitären Charakter annehmen.

Damit geht Hand in Hand der Übergang des Kanalsystems vom vierten Typus zum dritten Typus, welcher nun vorherrschend wird.

Die kosmopolitische Verbreitung und der Formenreichthum der Suberitiden beweist, dass wir es bei ihnen mit einem sehr anpassungsfähigen Zweig der monaxonen Kieselschwämme zu thun haben.

Als eine Zwischenform, welche zu den Renieren hinüber leitet, kann vielleicht die Gattung *Terpios* betrachtet werden, welche in den Tropenmeeren weit verbreitet zu sein scheint. Hier dürften auch die vielgestaltigen *Heterorrhaphidae* ansetzen.

Ich berichtige nunmehr meine frühere Ansicht, dass die Renieriden zum Ausgangspunkt der Suberitiden dienten, es findet vielmehr das Umgekehrte statt.

Die geknüpften Nadeln treten zurück, eine Erscheinung, die übrigens schon bei den Suberitesarten sich zuweilen verfolgen lässt. *Amphioxe* und *Amphistrongyle* werden vorherrschend. Doch sind gelegentlich in den beiden neuen Zweigen noch geknüpfte Nadeln als *Amphityle* nachzuweisen; unter den *Heterorrhaphiden* bei den *Tedanien* und unter den Renieriden bei *Damiria*, die den Renieridencharakter doch sehr stark ausgeprägt hat.

Die radialen Nadelzüge gehen nicht immer verloren, ja sie gewinnen unter den äußeren Existenzbedingungen, unter welchen die meisten Arten leben, eine erhöhte mechanische Bedeutung, sobald sie mit Spongien umkleidet werden.

Der Übergang von den Renieriden aus zu dem Hauptstamm der Chaliniden ist ein so klarer, dass er fast von allen neueren Forschern angenommen wird. Er erfolgt so unmerklich, dass es oft schwer hält, eine scharfe Grenze zu ziehen.

Eine besondere Beachtung verdienen die Süßwasserschwämme oder Spongillidae. Sie sind Kosmopoliten und leben als Descendenten mariner und brakischer Arten in Flüssen und Binnenseen aller Kontinente. Sie finden sich selbst in den Gewässern kleiner und isolirter oceanischer Inseln, wie z. B. auf Mauritius. Im Kanal von Mozambique traf ich sie ebenfalls und zwar zahlreich in den Kraterseen auf der Insel Nossi-Be.

Die kosmopolitische Verbreitung der Süßwasserschwämme kann zwei Ursachen haben. Entweder sind ihre Verbreitungsmittel ganz besonders ausgebildet und ist namentlich die passive Verbreitungsweise ausgiebig. Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, dass *Gemmulae* noch nicht bei allen Süßwasserschwämmen nachgewiesen sind, bei *Lubomirskia* und *Uruguayia* beispielsweise fehlen sie.

Andererseits besteht die Möglichkeit, dass die Süßwasserspongillen



keine einheitliche Gruppe darstellen, sondern polyphyletischen Ursprungs sind und an verschiedenen Punkten der Erde aus marinen Arten entstanden. Letztere Annahme scheint mir zulässig und ich stütze mich dabei auf folgende Thatsachen: Die südamerikanische *Uruguaya coralloides* mit ihren dicken wurstförmigen Nadeln steht ziemlich isolirt da, aber meine neue Gattung *Damiria*, eine typische Renieride, zeigt zu der südamerikanischen Spongillide die allernächste Verwandtschaft und ein Übergang der genannten Gattung in diese war mit geringen Umänderungen verbunden. Die räumliche Trennung wird kein stichhaltiger Einwand sein. *Damiria* ist bisher nur im rothen Meere nachgewiesen, sie dürfte später auch in den südamerikanischen Gewässern angetroffen werden.

Sodann hat A. HYATT<sup>1</sup> bei *Chalinula* Statoblasten beobachtet und ist daher geneigt, die Süßwasserschwämme von den Chaliniden herzuleiten. Ich stimme HYATT bei, so weit es sich um die sponginreicheren Spongillen handelt. Die ganze Gruppe ist nicht einheitlich, ihre Arten wurzeln theils in den Chaliniden, theils in den Renieriden.

Sieht man von den kleineren Seitenzweigen ab, so lässt sich der Gang der Entwicklung durch den Hauptstamm der monaxonen Kiesel Schwämme hindurch mit einiger Deutlichkeit verfolgen.

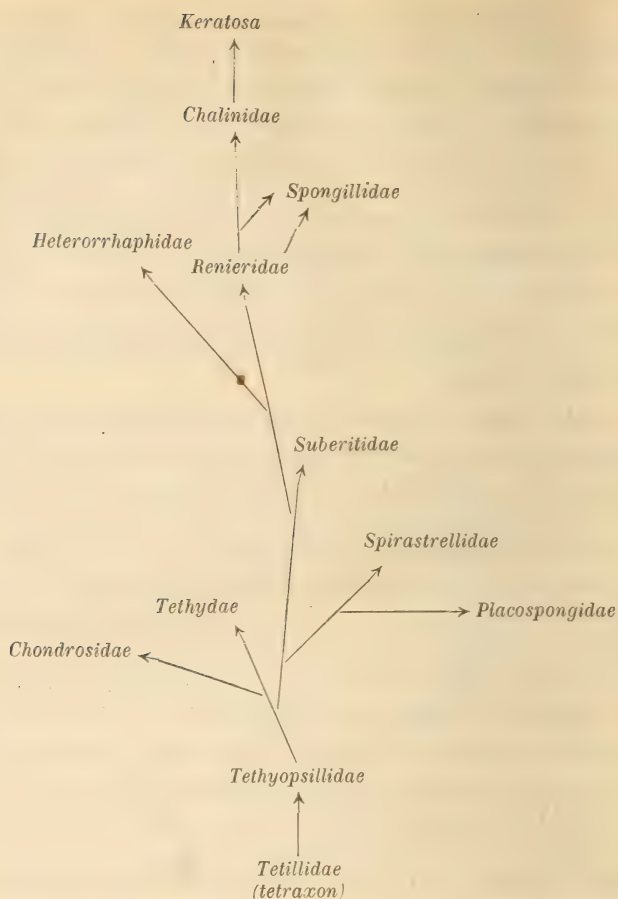
Von den formenreichen und weit verbreiteten tetraxonen Tetillen aus beginnt eine lange und kontinuierliche Reihe bis zu den Hornschwämmen hinauf mit stetiger degenerativer Neigung. Die Degeneration ergreift zunächst die vierstrahligen Elemente und wandelt sie zum Theil in monaxone Nadeln um, dann weichen auch diese successive und werden durch Sponginfasern ersetzt, bis auch diese eine Rückbildung erfahren und in den Halisarciden als extremste Bildung eine skelettlose Spongie erscheint.

Der genetische Zusammenhang monaxoner Kiesel Schwämme lässt sich etwa in folgendem Schema ausdrücken (s. p. 304).

### XI. Familie. Renieridae Ridley.

Monactinelliden mit spärlicher Sponginsubstanz, welche die Spicula meist nur an den Enden zusammenhält, ausnahmsweise auch völlig einhüllt. Die Nadeln sind entweder zu regelmäßigen Netzen oder zu Nadelzügen vereinigt oder wirr durch einander liegend. Die Kieselgebilde sind Amphioxe, Amphistrongyle, selten Style. Ausnahmsweise kommen Amphistyle vor. Die Schwammsubstanz ist meist brüchig. Das Kanalsystem vorwiegend nach dem dritten Typus gebaut. Diese

<sup>1</sup> A. HYATT, Science. Vol. IV. No. 92. Cambridge 1884.



kosmopolitische Familie weist im rothen Meere verschiedene eigenthümliche Arten auf.

## 27. Genus. *Reniera* Nardo.

Massige, röhrlige oder inkrustirende Schwämme, deren Skelettnadeln meist kurze Amphioxe sind und sich zu dreieckigen, viereckigen oder polygonalen Maschen anordnen. Die Maschen der Haut sind einnadelig, selten Bündelmaschen. Indessen ist ein besonderes Rindenskelett nicht bei allen Arten vorhanden. Das Kanalsystem nach dem dritten Typus gebaut.

47. Species. *Reniera scyphonoides* Lam. (Taf. XVI, Fig. 4).

*Spongia scyphonoides* Lamark. Ann. Mus. Hist. Nat. XX.

*Reniera scyphonoides* Ridley. Report on the Voyage of H. M. S. »Alert«, p. 407.

Die von mir gesammelten Exemplare stimmen mit der australischen Form sehr überein, nur kommen etwas dickere Nadelbündel und etwas kleinere Nadeln vor; die Abweichung berechtigt aber kaum, eine neue Species zu kreiren.

Die meisten Stücke erreichen eine Höhe von 2—3 cm, bilden aufrechte Röhren von einer ziemlich gleichmäßigen Weite von 4 mm. Oben sind sie abgerundet und geschlossen.

Die Beschaffenheit ist durch außergewöhnliche Elasticität und Zähigkeit ausgezeichnet.

Die Farbe ist im Leben dunkelsepienbraun und ändert sich im Alkohol nicht.

Die Oberfläche ist fein granulirt. Die mikroskopischen Hautporen sind gleichmäßig über die Oberfläche zerstreut und 0,15—0,2 mm weit. Obschon die Wand dünn und der Gastralraum weit ist, finde ich weder an den Seiten noch am Ende der Röhren Andeutungen von einem Osculum, bei allen untersuchten Exemplaren herrscht Lipostomie.

Das Kanalsystem erinnert durch die Regelmäßigkeit seines Baues an die Syconen unter den Kalkschwämmen. Die zuführenden Kanäle sind gerade und radial gestellt. Entsprechend der Dicke der Körperwand beträgt ihre Länge etwa 0,4 mm.

Das Skelett enthält als Nadeln schwach gebogene Amphioxe, welche plötzlich zugespitzt sind, an den Spitzen häufig wiederum abgerundet erscheinen. Daneben finden sich vielfach Stabnadeln, welche an beiden Enden abgerundet sind. Die Länge der Nadeln beträgt durchschnittlich 0,15 mm, ihre Dicke 0,004 mm. Die Maschen des Skelettnetzes enthalten seltener nur eine Nadel, vorwiegend sind es Nadelbündel, welche aus 8—10 Nadeln bestehen. Ein besonderes Rindennetz fehlt.

Die Maschen sind vierseitig mit abgerundeten Ecken und werden durch reichliche Sponginsubstanz gestützt, in welche die Nadelreihen eingebettet sind. Zu den Maschenknoten der Oberfläche gehen radial gestellte Nadelbündel, welche etwas über die Oberfläche emporragen und das fein granulirte Aussehen hervorrufen. Daneben kommen aber auch wirr durch einander liegende Nadeln vor, welche die radialen Röhren auskleiden.

Fundort: Auf den Korallenriffen von Suakin in der Brandungszone sehr häufig (KELLER).



48. *Species. Reniera elastica nov. sp.* (Taf. XVI, Fig. 3 u. 7).

Eine recht häufige Art, welche in der stärksten Brandung lebt und kleine Kolonien von aufrechten, röhrigen Individuen bildet, welche bis 5 cm Höhe erlangen.

An der Basis sind die einzelnen Röhrchen meist verwachsen. Das obere Ende ist abgerundet und mundlos.

Der Durchmesser beträgt 4—5 mm. Mit den meisten Renieren theilt sie die feste Beschaffenheit, fühlt sich sogar hart an. Dagegen ist sie nicht brüchig, sondern schwer zerreißbar und besitzt einen hohen Grad von Elasticität.

Die Farbe ist gelblichbraun und bleibt im Alkohol unverändert. Wie die mikroskopische Analyse lehrt, wird sie nicht durch Pigmentzellen bedingt, sondern rührt von Einmiethern, ziemlich großen und kugeligen Zooxanthellen her, welche im farblosen Mesoderm eingestreut sind (Taf. XVI, Fig. 7).

Die Oberfläche ist glatt und etwas glänzend. Die mikroskopischen Hautporen sind zahlreich, dagegen sind alle von mir untersuchten Exemplare lipostom.

Das Kanalsystem zeigt einen einfachen Bau, ist aber sehr reich entwickelt. Die Hautporen führen in große, rundliche Subdermalräume, welche durch kurze, radial gestellte Kanäle mit dem weiten Gastralraum communiciren.

Die zahlreichen Geißelkammern, deren Durchmesser bis zu 0,025 mm geht, sind gerundet mit weiter Mündung. Die Körperwandung ist durchschnittlich 0,5 mm dick, daher der Gastralraum von bedeutender Weite. Seine Innenfläche ist netzartig mit vortretenden Längsleisten (Taf. XVI, Fig. 7).

Das Skelett zeigt eine ausgesprochene Neigung zur Bildung von Faserbündeln in netzförmiger Anordnung. Die Kieselnadeln sind kurze, schwach gebogene Amphioxe, welche plötzlich zugespitzt sind. Ihre Länge beträgt 0,4 mm, ihre Dicke 0,005 mm. Ein besonderes Rindenskelett ist deutlich ausgeprägt und ist ein zartes Maschennetz mit meist viereckigen Maschen, welche einreihige, häufig auch 3—4reihige Nadeln enthalten. Das die Enden verkittende Spongin ist farblos. Die Gastral-seite enthält ein dickes Maschennetz, deren Maschen 0,2—0,25 mm weit sind. Hier liegen die Nadeln 30—40 reihig, oft 60 reihig in Spongin eingebettet.

Am dicksten sind die Längsbündel. Sie können bis zu 0,3—0,35 mm dick werden und springen in das Lumen des Gastralraumes vor. Die

queren Verbindungsbündel sind schwächer, 0,1—0,15 mm dick und 15—20 parallele Nadeln einschließend.

Wiederum etwas schwächere Bündel steigen senkrecht zur Oberfläche empor, unter sich ab und zu wieder durch Faserbrücken verbunden.

Am auffallendsten ist bei dieser Art jedenfalls das Auftreten ungewöhnlich starker Längsbündel, welche der Wandung eine sehr große Festigkeit verleihen.

Da der Schwamm die stärkste Brandung liebt und am äußersten Rande der Riffe lebt, so haben wir hier eine offenbare Anpassungserscheinung an die eigenartigen Lebensbedingungen. Der Organismus bedarf unter denselben eine ungewöhnliche Biegefestigkeit, da er stark auf Zug und Druck beansprucht wird und diese wird durch Einlagerung peripherer elastischer Gebilde erreicht.

Fundort: Am äußersten Rand der Riffe in Suakin sehr häufig (KELLER).

49. *Species. Reniera coccinea nov. sp.* (Taf. XVI, Fig. 5 u. 6).

Eine kompakte Schwammform, welche entweder kugelige Massen oder dicke gerundete Krusten von 2—3 cm Höhe und bis zu 7 cm Breite bildet. Die Beschaffenheit ist eher zähe als brüchig und bei aller Festigkeit ziemlich elastisch.

Die Farbe ist im Leben intensiv orangeroth bis hell kirschroth, im Inneren schwach morgenroth. Sie wird im Alkohol auch nach längerer Zeit nur wenig ausgezogen.

Die gewölbte Oberfläche ist höckerig, an manchen Stellen gefurcht und mit zahlreichen, bis zu 1 mm weiten Poren bedeckt. Die Oscula sind wenig zahlreich, 3—5 mm weit, scharfrandig und vollkommen kreisrund. Sie stehen auf kurzen, kegelförmigen Erhebungen.

Das Kanalsystem ist reich entwickelt. Sowohl die einführenden wie ausführenden Kanäle verlaufen vorwiegend senkrecht zur Oberfläche und gerade. Die dazwischen liegende Gewebsmasse ist von zahlreichen, weiten Lakunen durchsetzt. Sie werden durch dünne Wände getrennt, in welchen die mäßig zahlreichen, runden Geißelkammern sitzen.

Das Skelett ist überall netzförmig, ein besonderes Rindenskelett fehlt. Die Kieselnadeln sind grobe Style von 0,3—0,32 mm Länge bei einer Dicke von 0,04 mm. Das gerundete Ende ist zuweilen schwach angeschwollen, mehrfach habe ich eine einseitig gelegene Anschwellung beobachtet. Das untere Ende ist scharf zugespitzt, bald plötzlich, bald langsam verjüngt. Die spitze Hälfte ist stets gerade, die gerundete

Hälfte stark gebogen, sehr häufig beginnt die starke Biegung erst in der Nähe des Nadelendes. Die Netzmaschen sind dreieckig oder viereckig. Senkrecht verlaufende Nadelzüge sind stets vorhanden. Dieselben sind einreihig oder vielreihig (gewöhnlich 3—4 reihig). Bei einem durch große Festigkeit ausgezeichneten Exemplar finde ich sogar 10—12 reihige, parallele Nadelzüge. Das verkittende Spongium ist spärlich und farblos.

Fundort: Rotes Meer ohne nähere Angabe der Fundstelle (UMLAUFF). Auf den Riffen von Suakin in 3—10 Faden Tiefe sehr häufig (KELLER).

#### 50. Species. *Reniera Ridleyi* nov. sp.

Massige, unregelmäßige Spongie, welche im äußeren Habitus der *R. tufa* Ridley u. Dendy nahe steht. Das von mir untersuchte Exemplar ist 2 cm dick und 4 cm breit. Die Beschaffenheit ist sehr brüchig.

Die Farbe ist gleichmäßig schwarz.

Die Oberfläche ist glatt, aber uneben und enthält mehrere zerstreute Oscula von ganz unregelmäßiger Gestalt.

Das Kanalwerk ist stark entwickelt, zeigt aber einen sehr unregelmäßigen Verlauf. Die größeren Kanäle werden bis zu 3 mm weit.

Die Kieselnadeln des Skelettes sind 0,3—0,4 mm lang und 0,04 mm dick und mäßig stark gebogen. Die Mehrzahl derselben sind Amphioxe mit stumpfer oder abgerundeter Spitze. Daneben kommen auch eigentliche Amphistrongyle vor. Die Art zeigt einen Gegensatz zwischen dermaletem Skelett, wo die Nadeln einreihig liegen und dreibis vierseitige Maschen bilden, und dem Innenskelett, wo die 0,4 bis 0,5 mm weiten Maschen durch sieben- bis zehnstufige Nadelbündel hergestellt werden. Stärkere Nadelbündel verlaufen senkrecht zur Oberfläche. Der Sponginkitt ist spärlich.

Fundort: Südlicher Theil des rothen Meeres in 18 Faden Tiefe (SIEMENS).

#### 28. Genus. *Damiria* nov. gen.<sup>1</sup>

Diese originelle Gattung reiht sich eng an die typischen Renieren an, zeigt andererseits auch Anklänge an die Tedanien und an die Süßwassergattung *Uruguaya*. Die Kieselnadeln sind vorwiegend Amphistyle oder hantelförmige Spicula, daneben kommen auch Nadeln vor, welche an beiden Enden einfach abgerundet sind.

Ein besonderes Rindenskelett ist deutlich erkennbar. In der Haut

<sup>1</sup> Nach EL DAMIRI (ABULBEKA MUHAMMED KEMALEDDIN EL DAMIRI), arabischer Zoologe, welcher 1371 ein Werk über das Leben der Thiere (Hayat ul Haiwan) schrieb.



liegen die Nadeln parallel der Oberfläche, aber niemals in Netzen, sondern wirt durch einander. Im Inneren sind die Nadeln meist einreihig zu regelmäßigen Netzen verbunden, deren Maschen drei- bis vierreihig sind. Längere Faserzüge fehlen. Bisher waren Renieriden mit hantelförmigen Nadeln nicht bekannt.

51. Species. *Damiria simplex* nov. sp. (Taf. XVI, Fig. 4 u. 2).

Das Original Exemplar aus dem Berliner Muséum bildet eine 4 cm dicke und 2½ cm breite Kruste von harter und sehr brüchiger Beschaffenheit und hellbrauner Färbung.

Die Oberfläche ist vollkommen glatt und lässt eine deutliche Hautschicht erkennen; das Innere ist unregelmäßig von Kanälen bis zu 2 mm Weite durchzogen, deren Verlauf unregelmäßig ist. Größere Oscula fehlen.

Das Skelett enthält hantelförmige und stark gebogene Nadeln (Amphityle), welche vielfach in wurstförmige Spicula übergehen. Es finden sich zwei Formen, schlankere und gröbere Hantelnadeln. Die schlanke Form ist in der Rinde stark überwiegend, die gröbere, gedrungene Form bildet die Netzmaschen der Schwammsubstanz, und hier kommen nur vereinzelte schlankere Nadeln vor. Die schlanke Form ist 0,3 mm lang und schwankt in der Dicke zwischen 0,01 bis 0,006 mm, die dickeren Hanteln sind ziemlich konstant 0,25 mm lang und 0,045 mm dick. Die Enden sind nur mäßig, zuweilen gar nicht angeschwollen, aber bei beiden Formen mit spitzen, kurzen Dornen dicht besetzt.

Die dermalen Nadeln liegen wirt durch einander, aber in der Ebene der Haut, nirgends ragen sie über dieselbe hervor. Das Innere des Schwammes zeigt ein zierliches Maschenwerk. Die Enden der Nadeln sind durch einen braunen Sponginkitt verbunden und von einem Punkte laufen zahlreiche radiär gestellte Nadeln aus, um am anderen Ende wieder in ein entsprechendes Strahlencentrum einzumünden. Ein System senkrechter Nadeln trägt die Hautschicht.

Fundort: Rothes Meer in 48 Faden Tiefe in der Nähe der Insel Perim (SIEMENS).

## 29. Genus. *Halichondria* Flemming.

Massige oder krustenförmige Renieriden mit sehr schlanken Nadeln, welche entweder in Zügen angeordnet sind oder wirt durch einander liegen. Netze fehlen. Die Nadeln sind vorwiegend Amphioxe. Spongin kaum nachweisbar. Kanalsystem nach dem dritten Typus (immer?).

52. *Species. Halichondria granulata nov. sp.* (Taf. XVI, Fig. 8).

Schwamm von ziemlich weicher Konsistenz, welcher membranartige Überzüge auf Korallen bildet und selten über 3 mm dick wird.

Die Farbe ist im Leben schmutzig orange, im Alkohol blaugrau.

Die Oberfläche ist überall stark granuliert und durch anhaftenden Schlamm meist stark verunreinigt. Die Oscula sind wenig zahlreich, klein und zerstreut. Ihr Rand ist scharf und unregelmäßig ausgegagt, die Weite geht nicht über 3 mm.

Das Kanalsystem ist nur schwach entwickelt. Die Einführkanäle verlaufen senkrecht in die Tiefe und verzweigen sich rasch. Sie stehen mit Spalträumen und Kanälen in Verbindung, welche parallel zur Oberfläche verlaufen. Die kugeligen Geißelkammern finden sich vorwiegend in der basalen Zone, sind 0,04 mm weit und von stark körnigem Mesoderm umgeben. Die abführenden Kanäle steigen senkrecht in die Höhe.

Das Skelett ist spärlich entwickelt. Die nicht sehr zahlreichen, schlanken und unregelmäßig zerstreuten Amphioxe sind 0,2—0,35 mm lang und 0,0035 mm dick. Daneben finden sich größere Amphiostrongyle und Amphioxe von 0,6—0,7 mm Länge und 0,012 mm Dicke. Diese längeren Nadeln sind häufig zu senkrechten, etwas über die Oberfläche emporragenden Bündeln gruppiert.

Fundort: Auf abgestorbenen Korallen in zwei Faden Tiefe auf den Riffen von Suakin (KELLER).

53. *Species. Halichondria tuberculata nov. sp.* (Taf. XVI, Fig. 10).

Massige Art von weicher, fast fleischiger Beschaffenheit. Das größte von mir untersuchte Exemplar ist eine Knolle von 9 cm Höhe und 5 cm Breite, welche mit kurzem Stiele auf einer Muschelschale aufsitzt.

Die Farbe (im Spiritus) ist stellenweise graubraun, an anderen Stellen mit rötlichem Anflug.

Die Oberfläche ist unregelmäßig und mit zahlreichen, 3—4 mm von einander abstehenden, gerundeten Höckern besetzt.

Dazwischen finden sich auch einzelne kleinere Conuli. Die ziemlich derbe Haut ist mit feinen, netzartig verbundenen Rippen bedeckt. Die kleinen Hautporen sind wenig zahlreich und unregelmäßig zerstreut, die runden oder unregelmäßigen Oscula spärlich und 2—4 mm weit.

Der Verlauf des Kanalsystems ist ein sehr unregelmäßiger. Unter der Rinde liegen größere und kleinere Subdermalräume, die zuweilen 4 mm weit sind. Trotz des guten Erhaltungszustandes der untersuchten Stücke konnte ich keine Geißelkammern auffinden.

Das Skelett enthält schlanke, am Ende fein zugespitzte Amphioxen, von denen die Mehrzahl 0,5 mm lang und 0,0075 mm dick ist. Amphistrongyle sind spärlich vorhanden. Sie liegen im Inneren des Schwammes wirr durch einander, in der Nähe der Oberfläche zeigen sie Neigung, 4—6 reihige Züge zu bilden, welche in den Höckern oder Conuli endigen. Auch die Haut enthält an vielen Stellen Nadelzüge.

Fundort: In der Bai von Assab (Sammlung des Vettor Pisani).

54. Species. *Halichondria glabrata* nov. sp. (Taf. XVI, Fig. 9).

Eine zarte, sehr brüchige Art, welche dünne Überzüge auf der Unterlage bildet und sich stellenweise zu dickeren Leisten erhebt, eben so die verlassenen Wurmrohren auskleidet.

Die Farbe ist (in Spiritus) hellgrau.

Die Oberfläche ist auffallend glatt und sehr porenreich. Die dichtgedrängten mikroskopischen Hautporen sind 0,03—0,05 mm weit, daneben finde ich vielfach solche von 0,3 mm Weite. Die zerstreuten Oscula sind kreisförmig, etwa  $\frac{3}{4}$  mm weit und von sternförmig gruppirten, unter der Haut parallel der Oberfläche verlaufenden Zufuhrkanälen umgeben.

Das Kanalsystem ist außerordentlich reich entwickelt. Die Einlassporen führen in ein System zusammenhängender Lakunen, die größeren Poren führen in glattwandige, senkrecht in die Tiefe verlaufende und auf lange Strecken gleich weit bleibende Kanäle. In den Septen zwischen den Lakunen liegen zahlreiche runde, verhältnismäßig große Geißelkammern. Die abführenden Kanäle verlaufen vorwiegend horizontal.

Das Skelett wird aus zahlreichen schlanken, schwach gebogenen amphioxen und amphistrongylen Nadeln gebildet, welche meist wirr durch einander liegen und nur selten längere, aufsteigende Züge bilden. Die Länge der Nadeln beträgt 0,4—0,54 mm bei einer durchschnittlichen Dicke von 0,0075 mm. Am dichtesten liegen die Nadeln in der Haut, sind wirr durch einander, aber parallel zur Oberfläche, wodurch die Glätte derselben bedingt wird.

Fundort: In 40 m Tiefe auf steinigem Grund in der Bai von Assab (Sammlungen des Vettor Pisani).

55. Species. *Halichondria minuta* nov. sp.

Diese unscheinbare Form mag ihrer Nadeln wegen hier beschrieben werden. Sie ist inkrustierend und bildet papierdünne Überzüge auf Damiria, vielleicht ist sie symbiotisch mit dieser Art vergesellschaftet.

Die Oberfläche ist siebartig von kreisrunden, 0,02 mm weiten



Hautporen durchbohrt. Das Gewebe ist dicht erfüllt mit amphioxen Kieselnadeln von wetzsteinartiger Gestalt und unbedeutender Größe, die variabel ist. Die Dicke schwankt zwischen 0,025 und 0,05 mm. Daneben finden sich zerstreut oder in Zügen größere Amphioxe von etwa 0,45 mm Länge und 0,004—0,005 mm Dicke. Sie sind gerade und scharf zugespitzt.

Fundort: Südlicher Theil des rothen Meeres in der Nähe von Perim. 18 Faden Tiefe (SIEMENS).

### 30. Genus. *Amorphina* O. Schmidt.

Renieriden mit kürzeren oder längeren Amphioxen, theils in unregelmäßigen Zügen, theils wirr durch einander gelagert.

#### 56. Species. *Amorphina isthmica* Keller.

Ich beschrieb diese Art 1882 in den »Denkschriften der schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften« in meiner Arbeit über die Fauna im Suezkanal als eine nicht gerade häufige Spongie, welche Krusten oder Polster von 2—3 cm Durchmesser bildet und unter Steinen oder zwischen Miesmuscheln (*Mytilus variabilis*) angetroffen wird.

Die Farbe ist blass strohgelb oder bräunlich.

Die Oberfläche ist ziemlich glatt und enthält wenige elliptische oder rundliche Oscula, welche auch fehlen können. Das Kanalwerk ist schwach entwickelt, das Mesoderm derb und zellenreich. Die Geißelkammern sind spärlich. Die Nadeln sind 0,25—0,35 mm lang und 0,004—0,007 mm dick und gerade, an den Enden plötzlich zugespitzt.

Fundort: Am nördlichen Ufer des Timsah-Sees auf dem Isthmus von Suez (KELLER).

## XII. Familie. Heterorrhaphidae Ridley u. Dendy.

Monaxone Kieselschwämme, deren Sponginsubstanz ganz fehlt oder nur schwach entwickelt ist. Das Kieselskelett besteht aus Megaskleren und Mikroskleren. Erstere sind schlanke, style oder tylostyle Nadeln, die wirr durch einander liegen oder in Zügen angeordnet sind. Die Mikroskleren sind Sigma, Raphide oder Mikroxe, aber niemals Chele. Die Nadeln sind glatt oder bedornt.

### 34. Genus. *Tedania* Gray.

Massige, an der Oberfläche häufig stark gefurchte Schwämme. Spongin kaum nachweisbar. Die Megaskleren sind im Inneren Style, an der Oberfläche Amphistrongyle oder Amphityle. Kanalsystem nach dem vierten Typus. Geißelkammern klein.

37. *Species. Tedania assabensis nov. sp.* (Taf. XVI, Fig. 44 u. 42).

Eine recht typische und leicht erkennbare Art, welche in den Sammlungen der Vettor Pisani-Expedition durch zwei wohlerhaltene Spiritusexemplare vertreten ist. Es sind aufstrebende Massen von 6, beziehungsweise 8 cm Höhe. Die Beschaffenheit ist sehr weich und elastisch.

Die Farbe ist (in Spiritus) grauweiß.

Die Oberfläche ist dicht besetzt mit Papillen von 4—2 mm Dicke und wechselnder Höhe. Sie geben dem Schwamm an manchen Stellen ein zottiges Aussehen. Bei einem Exemplar, das ich hier abgebildet, sind im oberen Theile die Zotten verlängert oder zu blattartigen, flachgedrückten Anhängen umgewandelt, welche bis zu 2 cm breit werden. Daneben kommen tiefe, senkrecht aufsteigende Furchen vor, wie solche bei anderen Tedanien beschrieben wurden. Zwischen den Papillen und in den Furchen ist die Haut mit zahllosen Poren übersät.

Die Oscula sind zerstreut, von wechselnder Größe und ganz unregelmäßiger Form. Größere Oscula, bis zu 4 cm weit, finde ich an der Spitze.

Das Kanalsystem ist sehr gut entwickelt. Die siebartig durchbrochene Haut mit dicht gedrängten, 0,07—0,08 mm weiten Poren überwölbt als zarte Membran die weiten Subdermalräume. Diese stehen mit einem System engerer Lakunen im Zusammenhang. Die Geißelkammern sind zahlreich, halbkugelig mit weiter Mündung. Ihr Durchmesser ist bis zu 0,04 mm groß. Die abführenden Kanäle sind von bedeutender Weite und senkrecht aufsteigend, so dass die Schwammsubstanz von einem System parallel verlaufender Röhren durchzogen wird.

Das Skelett besteht aus Nadelbündeln und wirr durch einander liegenden Nadeln. Dieselben weisen folgende Formen auf: 1) Amphityle, welche in der Haut liegen. Aus der Tiefe steigen sie als Bündel senkrecht gegen die Oberfläche empor und lösen sich in divergirende Züge auf, so dass sie auf Schnitten eine fächerige Gruppierung zeigen. Die Enden stehen nur wenig über die Oberfläche empor. Die Länge dieser doppelt geknüpften, glatten, geraden Stäbe beträgt ziemlich konstant 0,2—0,22 mm, ihre Dicke 0,005 mm. Die Enden sind zwar deutlich, aber nur mäßig stark angeschwollen und tragen hier wenige, äußerst kleine Dörnchen. 2) Style. Sie sind im Inneren zu deutlichen Längszügen angeordnet, schwach gebogen und am einen Ende plötzlich zugespitzt. Sie werden 0,25 mm lang und 0,0055 mm dick. Dazwischen liegen feinere, allmählich zugespitzte Style. 3) Die Mikrosklere sind Raphide von wechselnder Länge.

Fundort: Auf sandigem Grunde in 40 m Tiefe zwischen den Inseln in der Bai von Assab gedredget (Vettor Pisani).

### 32. Genus. *Trachytedania* Ridley.

Spicula in Bündeln, welche nach der Oberfläche borstenartig ausstrahlen. Sponginsubstanz spärlich. Die Nadeln sind Amphityle und Style. Erstere können fehlen. Die Mikroskleren sind stabförmig. Stets finden sich bedornete Nadeln im Inneren, auch die Mikroskleren können bedornt sein.

Indem ich diese von RIDLEY 1881 aufgestellte Gattung beibehalte, gebe ich ihr eine etwas erweiterte Fassung und lege den Hauptwerth auf das Vorkommen bedornter Nadeln, seien diese nun Megasklere oder Mikrosklere.

58. *Species. Trachytedania arborea nov. sp.* (Taf. XVI, Fig. 13 u. 14).

Es liegt mir nur ein Exemplar aus dem Berliner Museum vor. Dasselbe ist ein Bäumchen von 6 cm Höhe, das mit einem kurzen,  $4\frac{1}{2}$  cm dicken Stämmchen mit verbreiteter Basis aufsitzt und im Habitus an eine Madrepore erinnert. Ringsum stehen kurze,  $\frac{1}{2}$ —4 cm lange Äste, welche am Ende gerundet, häufig auch verbreitert sind. Die Beschaffenheit des Schwammes ist hart, im trockenen Zustande brüchig.

Die Farbe (im Spiritus) ist hellbraun.

Die Oberfläche lässt dem bloßen Auge zahlreiche Poren, aber keine größeren Oscula erkennen.

Das Skelett besteht der Hauptmasse nach aus deutlichen Nadelbündeln, welche durch eine geringe Menge von Spongin zusammengehalten werden. Sie steigen von der Basis senkrecht empor und strahlen nach der Oberfläche aus. Die Nadeln liegen in den Bündeln vier- bis fünfseitig. Amphityle fehlen, dagegen finden sich grobe Amphioxe von 0,5—0,6 mm Länge und 0,015—0,02 mm Dicke. Sie sind vollkommen glatt, schwach gebogen und oft plötzlich zugespitzt. Style sind seltener.

Daneben finden sich zarte, stark bedornete Stäbe von 0,1—0,15 mm Länge und 0,003—0,004 mm Dicke. Die Dörnchen sind zahlreich und sehr spitz. Diese Nadelform findet sich übrigens in allen Größen bis zu eigentlichen Mikroskleren herab, welche nur 0,05 mm lang sind, im Inneren spärlicher vorkommen, an der Oberfläche dagegen sehr zahlreich auftreten und dort eine eigentliche Dermalschicht bilden.

Fundort: Rothes Meer (UMLAUFF).

### XIII. Familie. Suberitidae Vosmaer.

Eine kosmopolitische Familie, welche massige, krustenartige, lap-pige oder auch gestielte Schwämme von ziemlich fester Konsistenz



umfasst, daneben auch unscheinbare Formen von großer Zartheit enthält. Intensive Färbungen sind sehr verbreitet. Eine Rinde ist nur ausnahmsweise vorhanden. Die Sponginentwicklung ist verschieden, bald fehlend, bald schwach, bald deutlich. Zusammenhängende Hornfasern kommen selten vor.

Die Nadeln sind ausschließlich Stabnadeln. Stets kommen geknöpft (tylostyle) Nadeln vor, während Mikroskleren fehlen. Das Kanalsystem ist nach dem dritten oder vierten Typus gebaut.

### 33. Genus. *Suberites* Nardo.

Massige, lappige oder gestielte Schwämme mit meist glatter Oberfläche und fester Beschaffenheit. Rinde zuweilen deutlich entwickelt. Stabnadeln geknöpft, wirr durch einander, oder mit Neigung zu radialen Zügen. Sponginn spärlich. Mesoderm zellenreich. Kanalsystem nach dem vierten Typus.

#### 59. Species. *Suberites carnosus* Johnston (Taf. XVII, Fig. 45).

*Halichondria carnosa* Johnston. History of British Sponges.

*Suberites carnosus* Ridley. Report on the Zool. Coll. of H. M. S. »Alert«.

*Suberites carnosus* Ridley & Dendy. Challenger-Reports. Monaxonidae. Vol. XX.

Die Art scheint weit verbreitet zu sein, und da RIDLEY die atlantischen und australischen Formen zusammenzieht, glaube ich auch diejenigen des rothen Meeres nicht als besondere Species behandeln zu dürfen.

Alle zur Beobachtung gelangten Exemplare sind massig oder gelappt und von fleischiger Beschaffenheit.

Die Farbe ist im Leben dunkelsaftgrün, die Basis heller.

Die Oberfläche ist glatt, mit zerstreuten, nicht sehr zahlreichen Oscula von kreisrunder Form und nur 4 mm Weite. Eine deutliche Rinde fehlt.

Das Kanalsystem ist wenig entwickelt. Die zuführenden Kanäle sowohl als die größeren, etwa 0,2—0,25 mm weiten abführenden Kanäle zeigen einen ziemlich geraden Verlauf und sind senkrecht zur Oberfläche gerichtet. Die kugeligen, etwa 0,04 mm weiten Geißelkammern sind zahlreich.

Das Skelett zeigt eine wenig regelmäßige Anordnung. Die Stabnadeln sind meist zerstreut, hier und da zu radialen Zügen angeordnet und auf größere Strecken in hellbraunes Sponginn eingehüllt. Gegen die Oberfläche divergieren die Nadelbündel stark und ragen mit dem spitzen Ende frei hervor. Die geraden Nadeln sind Style oder Tylostyle. Das knopfförmige Ende ist flaschenartig. Zuweilen ist die Anschwel-

lung nur auf einer Seite ausgebildet. Vielfach fehlen die Knöpfe. Die durchschnittliche Länge beträgt 0,35—0,5 mm bei einer Dicke von 0,004—0,005 mm, ist also etwas geringer als RIDLEY angiebt.

Fundort: Korallentümpel und Korallenabhang auf den Riffen von Suakin sehr häufig (KELLER).

60. *Species. Suberites clavatus nov. sp.* (Taf. XVIII, Fig. 37, 38 u. 39).

Eine der häufigsten Arten von sehr fester Beschaffenheit, welche meist kurze Keulen bildet, aber auch in gerundeten Massen oder dicken Krusten erscheint. Die größten Exemplare werden bis 4 cm hoch und 6 cm dick. Das keulige Ende ist flach abgerundet, der Stiel wird nicht länger als 2—2½ cm.

Die Farbe ist im Leben hellorange, im Inneren hell gelborange und wird in Alkohol nur wenig ausgezogen.

Die Oberfläche ist bei jüngeren Stücken glatt, bei größeren gewellt und fein runzelig. Eine Rinde ist deutlich erkennbar. Die Oscula sind klein und wenig zahlreich. Bei vielen Exemplaren sind sie an der Peripherie, woselbst auch Pseudoscula vorkommen, bei anderen ist ein größeres Osculum von 2—3 mm Weite am obersten Ende vorhanden.

Das Kanalwerk zeigt vorwiegend einen longitudinalen Verlauf, wobei die Kanäle auf längere Strecken gleiche Weite beibehalten.

Das Skelett zeigt nur Kieselnadeln, aber kein Spongin. Die Nadeln sind zahlreich und in der Mehrzahl geknöpft. Die schwach gebogenen Nadeln sind am einen Ende scharf zugespitzt, am anderen unterhalb des abgerundeten Endes kugelig angeschwollen und mit stark erweiterter Höhle im Inneren. Gar nicht selten ist die blasige Erweiterung vom Ende ziemlich weit entfernt, selbst bis zur Mitte der Nadel hinabgerückt.

Außer der genannten Form kommen auch gerade oder stark gebogene tylote oder amphioxe Nadeln vor.

Die Anordnung lässt eine gewisse allgemeine Regel erkennen. In der Rinde liegen die Nadeln ausnahmslos radial und sehr dicht. Stellenweise bilden sie kurze, vorstehende Nadelpinsel. Stets ist das spitze Ende nach außen, das angeschwollene Ende nach innen gerichtet. Dann folgt eine subcorticale Lage ganz wirr durch einander liegender Nadeln. Im Inneren sind deutliche Nadelzüge vorhanden mit longitudinalem Verlauf.

Die Größe der Nadeln nimmt gegen die Basis zu. In der Rinde werden sie 0,35 mm lang, nehmen nach innen und unten zu und messen

an der Basis 0,5 mm. Ihre Dicke geht bis zu 0,04 mm, der Durchmesser des Knopfes beträgt 0,046 mm.

Fundort: In der inneren Uferzone und Stylophorazone auf den Riffen von Suakin eine der häufigsten Arten, eben so bei Suez vereinzelt beobachtet (KELLER).

61. *Species. Suberites mastoideus nov. sp.* (Taf. XVII, Fig. 46, 47 u. 48).

Alle Exemplare, welche ich von dieser häufigen Spongie beobachtete, sind ausgesprochen zitzenförmig. Auf verbreiteter Basis erheben sie sich als schlanke, oben abgestutzte Kegel bis zu einer Höhe von 40—42 cm. Meist ist nur eine Zitze aufgesetzt, doch findet man auch zweizitzige Stücke. Die Konsistenz ist eine ziemlich feste, in trockenem Zustand leicht brüchige.

Die Farbe ist im Leben dunkel chokoladenbraun und verändert sich beim Trocknen oder im Alkohol nur sehr wenig.

Die Oberfläche ist glatt, im Leben etwas glänzend. Gegen die Basis erscheint sie der Länge nach gefurcht, oder wenigstens vertieft. Die mikroskopischen Poren sind ungleichmäßig vertheilt. In manchen Bezirken der Oberfläche sind sie spärlich, in anderen linear gruppiert und dicht, zuweilen haben sie die Neigung, Porenfelder zu bilden. Ihr Durchmesser beginnt mit 0,1 mm, steigt auf 0,5 mm und darüber. Stets ist ihr scharfer Rand unregelmäßig angefressen. Das weite, klaffende Osculum befindet sich an der Spitze. Seitlich oder gegen die Basis hin kommen gewöhnlich Pseudoscula vor und führen in einen weiten Pseudogaster (Taf. XVII, Fig. 47).

Das Kanalsystem, auffallend stark ausgebildet, zeigt ein sehr typisches Verhalten. Die Hautporen führen in etwa 0,4—0,45 mm weite kurze Kanälchen, welche entweder zusammenfließen und größere Kanäle erzeugen, oder in weite Subdermalräume führen. Überall ist, dies trifft auch für die ausführenden Kanäle zu, ihre Wand reich mit Pigmentzellen ausgekleidet. Der Verlauf der Ausführkanäle ist sehr regelmäßig. Die Hauptkanäle sind weite, parallel von der Basis emporsteigende Röhren, welche unter spitzem Winkel in den weiten Gastralraum oder dessen Äste einmünden. Das Gastralrohr, 4—2 cm weit, mündet in dem einzigen terminalen Osculum aus. Die Gastralwand ist stark glänzend und mit dichtstehenden, stark vortretenden zarten Rippen (Taf. XVII, Fig. 48) versehen, welche cirkulär verlaufen. Auch die Innenfläche aller in das Gastralrohr einmündender Kanäle ist mit solchen cirkulären Rippen versehen. Dadurch unterscheiden sie sich sofort von dem umfangreichen Pseudogaster, dessen Wand glatt ist.



Das Skelett besteht aus geraden oder schwach gebogenen Stabnadeln. Spongin fehlt. Die geknöpften Nadeln sind plötzlich verjüngt, die Knöpfe schwach entwickelt oder fehlend und dann in Style übergehend. Vielfach sind auch beide Enden der Stabnadeln abgerundet. Die Länge schwankt zwischen 0,35 und 0,5 mm, die Dicke beträgt 0,005 bis 0,006 mm.

Fundort: In den tieferen Korallentümpeln auf den Riffen von Suakin eine der häufigsten Arten (KELLER).

62. *Species. Suberites incrustans nov. sp.* (Taf. XVII, Fig. 49 u. 20).

Bildet flach ausgebreitete Krusten, deren Dicke 4—6 mm beträgt. Die Schwammsubstanz ist fest, aber dabei sehr elastisch.

Die Farbe (in Spiritus) ist gelblichgrau. Im Leben ist sie wahrscheinlich intensiv.

Die Oberfläche ist eben und glatt. Die feste Rinde ist wie mit feinen Nadelstichen durchbohrt und die dicht gedrängten Hautporen sind mit unbewaffnetem Auge eben noch sichtbar. Die kleinen Oscula sind spärlich über die Oberfläche zerstreut.

Das Kanalsystem erinnert in seinem Bau an *Latrunculia*. Die Rinde wird durchsetzt von geraden, senkrechten und überall gleichweiten Zufuhrrohren, welche unter ihr in weitere Kanäle zusammenfließen. Diese münden in horizontal ausgebreitete, 0,4 mm weite Röhren, von welchen senkrecht enge Zufuhrrohren abgehen, und zu den zahlreichen, kugeligen und 0,04 mm weiten Geißelkammern führen. In ähnlicher Weise sammeln sich die abführenden Kanäle zu 0,8 mm weiten, aus der Tiefe aufsteigenden Gastralkanälen.

Das Skelett besteht aus geraden, 0,25—0,3 mm langen geknöpften oder stylen Nadeln von 0,005 mm Dicke. Im Inneren herrschen die Style vor und liegen wirr durch einander. Gegen die Oberfläche erscheinen sie zu regelmäßigen Zügen angeordnet, in der Rinde sind sie zu senkrecht gestellten Säulchen oder Pinseln gruppiert und dicht gedrängt.

Sie ragen mit ihrem spitzen Ende über die Hautfläche empor und verleihen ihr einen schwachen Sammtglanz. Die Köpfe der Nadeln sind nur wenig angeschwollen. Im basalen Theil des Schwammes sind deutliche, engmaschige Sponginnetze vorhanden, jedoch nur an einzelnen Stellen. Die Sponginfasern schließen Nadeln ein und zeigen eine deutliche Schichtung. Ihre Dicke beträgt durchschnittlich 0,05 mm.

Fundort: Zwischen den Inseln in der Bai von Assab (Vettor Pisani).

34. Genus. *Terpios* Duchassaing & Michelotti.

Inkrustirende Schwämme von meist zarter, weicher, oft schleimiger Beschaffenheit. Sponginausscheidungen fehlen vollkommen. Kieselnadeln spärlich und regellos zerstreut oder in schwachen Zügen angeordnet. Neben tylostylen Formen auch Amphioxe. Schaft glatt oder bedornt. Das Kanalsystem ist sehr reich entwickelt und nach dem dritten Typus gebaut. Die Geißelkammern relativ groß. Das umgebende Mesoderm schwach körnig.

Diese Gattung scheint vorwiegend auf die Riffgebiete der tropischen Meere angewiesen, wo die meist lebhaft gefärbten Arten dünne, schleimige Überzüge auf Korallen bilden. Obschon sie 1864 aufgestellt wurde<sup>1</sup>, blieb ihre Stellung im System bis heute zweifelhaft. VOSMAER hält es für wahrscheinlich, dass *Terpios* in die Familie der Ectyoniden gehört, LENDENFELD erwähnt sie in seinem neuesten Entwurf gar nicht.

Die Charakteristik der Gattung war allerdings höchst mangelhaft, sie lautet nach DUCHASSAING & MICHELOTTI: »Ce sont des espèces membraniformes qui n'offrent pas de trace de réseau, mais sont composées d'une poulpe gélatineuse farcie de spicules, qui ne présentent plus les dispositions que nous avons signalées chez les genres précédents. Ces spicules sont tantôt distribuées sans ordre dans la poulpe gélatineuse et s'y entrecroisent en tous sens, sans être jamais, réunies en faisceaux; d'autrefois elles sont réunies en fascicules disposés en éventail, parceque les spicules qui composent ces groupes sont convergentes par l'une de leurs extrémités et divergentes par l'autre.«

Anatomische Angaben wurden gar nicht gemacht. Ich glaube auch, dass die von OSCAR SCHMIDT aufgestellte, an *Halisarca* angereihte, aber nicht näher charakterisirte Gattung *Sarcomella* mit *Terpios* identisch ist.

Das Vorhandensein geknöpfter Nadeln weist auf die Verwandtschaft mit *Suberites* hin, andererseits ist die Verwandtschaft zu den Bohrschwämmen (*Cliona*) die allernächste, und es erscheint mir fast zweifellos, dass *Terpios* phylogenetisch die Vorstufe der bohrenden *Suberitiden* darstellt.

63. Species. *Terpios viridis* nov. sp. (Taf. XVII, Fig. 21—24).

Im äußeren Habitus erinnert diese Form an *Terpios fugax* D. & M. des caraischen Meeres. Sie bildet dünne, gallertige Überzüge auf Korallen, namentlich auf den Endzweigen von *Stylophora* und erscheint zwischen den Zweigen auch als dünne, oft durchlöchernte Membran ausgespannt.

<sup>1</sup> DUCHASSAING & MICHELOTTI, Spongiaires de la mer caraïbe. 1864. p. 97.

Die Farbe ist im Leben dunkel saftgrün, in Spiritus grau.

Die Oberfläche ist glatt und schleimig. Die Oscula sind zahlreich, aber klein. Meist sind sie etwa 0,3 mm weit und scharfrandig.

Das Kanalsystem ist sehr stark ausgebildet. Die Hauptporen sind durchschnittlich 0,4 mm weit und nur durch dünne Substanzbrücken von einander getrennt. Die zuführenden Kanäle steigen senkrecht in die Tiefe und stehen vielfach unter sich im Zusammenhang. Sie führen in weite ovale Räume, welche das Wasser an die Geißelkammern abgeben. Letztere sind kugelig oder halbkugelig mit weiter Mündung. Ihr Durchmesser beträgt 0,025 mm. Das sie umgebende Mesoderm ist körnchenarm, an manchen Stellen mit fast hyaliner Grundsubstanz. Die kurzen, senkrecht aufsteigenden Abflussröhren entspringen aus einem erweiterten Raum.

Skelett. Dasselbe ist spärlich. Die zarten Nadeln sind geknöpft oder amphiox, zerstreut oder zu schwachen Zügen gruppirt. Ihre Länge beträgt 0,2—0,22 mm, die Dicke steigt selten über 0,0016 mm. Sie sind gerade oder gebogen, zuweilen wellig gebogen.

Genitalprodukte. Ein Exemplar ist dicht mit Embryonen erfüllt, welche in deutlichen Follikeln liegen. Ich finde Furchungsstadien in allen Größen und mit äqualer Furchung ohne Furchungshöhle. Sie liegen im basalen Theil, sind kugelig oder oval und mit einem Durchmesser von 0,05—0,4 mm.

Fundort: Auf den Korallenriffen von Suakin in der Stylophorazone häufig (KELLER).

*Terpios viridis* var. *Hyatti*. An der Westküste von Madagascar erhielt ich auf Korallenfelsen Exemplare von *Terpios*, welche sich in der Größe der Skelettnadeln von der Art des rothen Meeres kaum unterscheiden und im Habitus übereinstimmen. Dagegen fehlt ihnen das grüne Pigment, sie sind dunkelgrau. Ich betrachte die madagassische Form als eine bloße Varietät von *T. viridis*, bei welcher die Nadeln durchschnittlich zahlreicher sind.

#### 64. Species. *Terpios Lendenfeldi* nov. sp.

Ein wohlerhaltenes Spiritusexemplar des Berliner Museums zeigt die charakteristischen Bauverhältnisse der Gattung, ist aber von fleischiger, doch weicher Beschaffenheit und massiger als die vorige Art. Es breitet sich als eine 4 cm dicke Kruste zwischen Plumularienstöcken aus und ist 6 cm breit.

Die Farbe (in Spiritus) ist schwarz, im Inneren graubraun.

Die Oberfläche ist uneben und fein granulirt. Die zerstreuten nicht eben zahlreichen Oscula sind elliptisch und 1—2 mm weit.



Das Kanalsystem ist eben so reich entwickelt wie bei der vorigen Art. Die Haut ist von 0,05—0,08 mm weiten Poren siebartig durchbohrt. Unter ihr breitet sich eine Zone von 0,1—0,12 mm weiten Subdermalräumen aus. Die übrigen Verhältnisse stimmen mit der vorigen Art überein. Geißelkammern sind in großer Zahl vorhanden.

Skelett. Die Kieselnadeln sind zahlreicher als bei voriger Art. Es sind gerade Tylostyle mit schwach angeschwollenem Ende. Die Länge beträgt 0,2 mm, die Dicke ist ziemlich konstant 0,0035 mm. Die Nadeln sind plötzlich zugespitzt.

Im Inneren liegen sie wirr durch einander, an der Oberfläche bilden sie stark divergirende Bündel, welche 0,1—0,2 mm weit aus einander stehen und die Subdermalräume trennen. Das spitze Ende ragt frei über die Oberfläche empor, während das geknöpfte Ende im Gewebe steckt. Im Skelettbau sind also starke Anklänge an Suberites vorhanden und liegt hier offenbar ein Übergangsglied zu den gelatinösen Terpiosformen vor.

Genitalprodukte. Ich finde sehr zahlreiche Embryonen im Gewebe, welche fast in allen Theilen mit denjenigen der vorigen Art übereinstimmen und in den Furchungszellen einen großen Reichthum an Dotterkörnchen aufweisen.

Fundort: Bei der Insel Perim in der Nähe der Oberfläche (SIEMENS).

### 35. Genus. *Sapline* Gray.

Nach dem Vorgange der neueren Autoren ziehe ich die mit geknöpften Nadeln versehenen Bohrschwämme zu den Suberitidae. Dies ist jetzt um so gerechtfertigter, da Übergangsglieder zu Suberites existiren und Terpios, wenn auch nicht eigentlich bohrend, so doch korrodierend auf die Gesteinsunterlagen zu wirken vermag.

Unter den von GRAY aufgestellten Gattungen ist *Sapline* ausgezeichnet durch zwei Arten von Nadeln, zahlreiche Tylostyle und daneben häufig Amphioxe.

#### 65. Species. *Sapline Mussae* nov. sp. (Taf. XVII, Fig. 25 u. 26).

Ist auf den Riffen ungemein häufig, bohrt Korallen an und lebt mit Vorliebe in der Gattung *Mussa*, deren Mauerblatt von zahlreichen kreisrunden Löchern durchbohrt ist. Die Räume zwischen den verkalkten Septen sind mit dem wabenartigen Schwammkörper dicht erfüllt.

Die Farbe ist im Leben kirschroth, Spiritusexemplare sind nach einiger Zeit graubraun.

Die parasitische Lebensweise und die Korallenstruktur wirken bestimmend auf die Organisationsverhältnisse des Schwammes.

Die Bohrlöcher sind in Abständen von etwa einem halben Centimeter zerstreut, diejenigen für die einführenden Kanäle sind 0,5—1 mm weit, die für das abführende Kanalsystem 2—4 mm.

RIDLEY und DENDY haben für ihre *Cliona dissimilis* eine Darstellung des Kanalwerkes gegeben, welche im Ganzen auch für diese Art zutreffend ist, nur größere Regelmäßigkeit erkennen lässt.

Entkalkt man die angebohrten Korallen, und fertigt Schnitte an, so erkennt man eine deutliche Wabenstruktur des Weichkörpers.

Die senkrecht in die Tiefe verlaufenden Kanäle sind durch Mesodermblätter getrennt, welche vielfach durchlöchert sind. Die Wände des Fachwerkes enthalten die halbkugeligen, 0.015 mm weiten Geißelkammern, welche direkt in die abführenden Kanalräume münden. Die Grundsubstanz des sie umgebenden Mesoderms ist schwach körnig. Das die Löcher oder Poren ausfüllende Gewebe ist kompakt und enthält Nadeln in kreisförmiger Anordnung. Einlassporen und Oscularöffnungen sind erst bei starker Lupenvergrößerung sichtbar.

Das Skelett enthält an Nadeln: 1) Tylostyle von 0.2—0.25 mm Länge und 0.0035 mm Dicke. Sie sind vollkommen gerade, fein zugespitzt und besitzen einen deutlich abgesetzten kugeligen Kopf von 0.0055 mm Durchmesser. 2) Amphioxe. Sie sind zahlreich zwischen den Stecknadeln eingestreut und schwach gebogen. Ihre Länge beträgt 0,075 mm, ihre Dicke 0,0025 mm.

Fundort: In den tieferen Korallentümpeln auf den Riffen von Suakin (KELLER).

#### XIV. Familie. *Spirastrellidae* i. e. S.

Die Familie figurirt zwar schon im I. Theil meiner Arbeit unter den Oligosilicina, ich führe sie hier abermals auf, da die mit einem wohlausgebildeten Hornfasernetz ausgebildeten Formen abgetrennt werden müssen und richtiger zu einer eigenen Familie (*Latrunculidae*) vereinigt werden, die *Spirastrellidae* somit in einem engeren Sinne gefasst werden mit folgenden Merkmalen:

Schwämme mit meist tylostylen Nadeln. Daneben stets Mikrosklere, welche *Spiraster* sind und an der Oberfläche in größerer Menge auftreten.

#### 36. Genus. *Spirastrella* O. Schmidt.

Krustige oder massige Spongien mit wenig cavernösem Gewebe, welche im äußeren Habitus an *Suberites* erinnern. Spongien spärlich oder fehlend.

Megasklere sind tylostyl. Mikrosklere sind als *Spiraster* vorhanden,

welche eine besondere Rindenschicht erzeugen können. Übergänge von Spiraster zu Aster bisweilen vorhanden. Kanalsystem nach dem vierten Typus.

66. *Species. Spirastrella decumbens* Ridley (Taf. XVIII, Fig. 27, 28, 32 u. 33).

Das einzige von mir aufgefundenen Exemplar bildet eine 3 mm dicke Kruste, welche eine todte Spondylusschale überzieht.

Die Farbe ist im Leben gesättigt rothorange, wird in Alkohol nach und nach ausgezogen und blasst zu einem matten Grauroth ab.

Die Oberfläche ist glatt, die einzelnen Unebenheiten rühren von der Unterlage her, welcher sich der Schwamm dicht anschmiegt. Die Oscula sind spärlich, elliptisch oder schlitzförmig.

Das Kanalsystem ist schwach entwickelt. Von den mikroskopischen Hautporen entspringen Kanäle von 0,06—0,1 mm Weite, welche in geradem oder schieferm Verlauf in die Tiefe gehen. Subdermalräume fehlen. Die mäßig zahlreichen Geißelkammern besitzen einen Durchmesser von 0,025 mm. Die abführenden Kanäle verlaufen in der unteren Hälfte des Schwammes horizontal, werden bis zu 0,1 mm weit und treffen senkrecht auf die aufsteigenden, etwa 0,3 mm weiten Abflussröhren. Das Skelett enthält als Megasklere ausschließlich Tylostyle, deren Länge 0,3—0,38 mm beträgt, ihre Dicke wechselt zwischen 0,004—0,005 mm. Das deutlich angeschwollene Ende ist kugelig, das andere Ende langsam und fein zugespitzt. Alle Nadeln sind gerade.

Die Mikrosklere sind Spiraster von 0,025—0,02 mm Länge. Die kegelförmigen, spiralig angeordneten Dornen sind 0,01 mm lang. Aster selten vorhanden. Im Schwammgewebe sind die Spiraster regellos zerstreut, an der Oberfläche bilden sie eine Rinde von etwa 0,05 mm Dicke.

RIDLEY erwähnt nichts von Sponginbildungen, ich finde solche jedoch sehr deutlich in der Schwammbasis. Hier wird gegen die Unterlage hin eine dünne, den Unebenheiten folgende Sponginlage von gelbbrauner Farbe ausgeschieden und von ihr aus erheben sich senkrechte, bis zu 0,4 und 0,5 mm hohe, nach verschiedenen Richtungen gestellte und verlöthete Platten, welche im Basaltheil ein unregelmäßiges Sponginfachwerk herstellen (Taf. XVIII, Fig. 32 u. 33).

Diese Sponginbildung weicht also gänzlich ab von dem gewöhnlichen Verhalten und bildet eine Analogie zu den eigenthümlichen Sponginbildungen, welche ERNST HAECKEL kürzlich in seinen Tiefseespongien für die Gattung *Cerelasma* beschrieben hat<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> ERNST HAECKEL, Report on the Deep-Sea Keratosa, 1889.



**Histologie.** Das Mesoderm ist sehr zellenreich, die Grundsubstanz dagegen körnchenfrei. Pigmentzellen sind vorwiegend in der äußeren Substanz zahlreich. Daneben finde ich Spermaaballen von ovaler Form, und durchschnittlich 0,08 mm lang bei einer Breite von 0,03 mm.

**Fundort:** Im Hafen von Suakin in 15 m Tiefe (KELLER).

#### XV. Familie. Placospongiidae Sollas.

Die Gründe wurden früher dargelegt, warum diese Familie aus der Nähe der Geodien und den tetraxonen Kieselschwämmen entfernt werden und den Spirastrellen angereiht werden muss. Die Megasklere sind Stabnadeln, welche geknüpft sind, auch Amphioxe können vorkommen.

Die Mikroskleren sind vorwiegend Sterraster und Sphaeraster, welche eine feste Rinde bilden. Spiraster sind stets nachweisbar. Spongin fehlt.

Dass die SOLLAS'sche Gattung *Antares* hierher gehört, möchte ich bezweifeln.

#### 37. Genus. Placospongia Gray.

Ästige oder inkrustirende Spongien mit deutlicher Rinde, welche mit Kieselkugeln erfüllt ist und aus getrennten Platten besteht. Daneben mit dicker Kieselachse, welche aus Sterrastern besteht.

Die Megasklere sind geknüpfte Stabnadeln, die Mikrosklere Sterraster, Sphaeraster, Spiraster, Mikrorhabde und Mikrosphaeren. Kanalsystem nach dem vierten Typus.

#### 67. Species. *Placospongia melobesioides* Gray (Taf. XVIII, Fig. 29, 30 u. 34).

*Placospongia melobesioides* Gray. Proceed. Zool. Soc. 1867. p. 128.

*Placospongia melobesioides* Carter. Ann. and Mag. Nat. Hist. Vol. VI. p. 475.

*Placospongia melobesioides* O. Schmidt. Spong. d. atl. Geb. 1870. p. 72.

*Placospongia melobesioides* Sollas. Challenger Reports. Vol. XXV. p. 271.

?*Placospongia carinata* Sollas. Ebenda. p. 272.

?*Placospongia intermedia* Sollas. Ebenda. p. 273.

Diese eigenthümliche Spongie scheint weit verbreitet und etwas variabel zu sein.

Die Abbildung von GRAY, wenn auch nach einem mangelhaften Stück, das aus Borneo stammt und im Britischen Museum vorhanden ist, giebt den Habitus so gut, dass ich die Artidentität mit dem Exemplar des Berliner Museums, das mir zur Untersuchung diente, zweifellos feststellen kann. Es besteht aus zwei Stücken, die offenbar zusammengehören und einen steifästigen Schwamm mit dichotomischer

Verzweigung bilden. Die Höhe beträgt 20 cm, die Dicke 4—4½ cm. Andere Beobachter haben auch krustenförmige Exemplare gesehen.

Die Farbe ist dunkelchokoladebraun.

Die Oberfläche ist in längliche, viereckige bis sechseckige Platten abgetheilt, deren Länge sehr verschieden ist und deren Breite durchschnittlich 6—8 mm beträgt. Der Rand der Platten ist aufgewulstet, so dass die Äste kantig werden.

Wie schon O. SCHMIDT hervorhob, sind die zusammenstoßenden Ränder nicht immer mit einander verlöthet, sondern lassen oft lange, schlitzförmige Öffnungen hervorgehen, welche als Oscula aufzufassen sind. Die Schlitzte folgen bald der Längsrichtung, bald sind sie quergestellt. An einigen Stellen finde ich von drei verschiedenen Seiten her die Schlitzte in einem Punkte zusammentreffend. Die SCHMIDT'sche Angabe, dass die freien Kantenränder schief abgestutzt sind, trifft auch hier zu.

Die Fläche der Felder ist ganz glatt und porenfrei. Die Schwammrinde ist deutlich abgesetzt und erlangt eine Dicke von 0,3—0,5 mm. Die darunter liegende Markmasse des Schwammes enthält eine feste, aus Kieselkugeln bestehende Achse von großer Härte und excentrischer Lage (Taf. XVIII, Fig. 30). Sie wird 3 mm dick.

Das Kanalsystem bietet ganz eigenartige Verhältnisse. Da Rindenporen fehlen, so dienen die schlitzförmigen Öffnungen der Kanten zur Einfuhr und Ausfuhr des Wassers. Unter jeder Platte befindet sich ein weiter Raum von vierseitig-prismatischer Gestalt, welcher die Hälfte des Schwammkörpers beansprucht. Ob er als riesiger Subdermalraum oder als Gastralraum zu deuten ist, muss ich unentschieden lassen, für die erstere Auffassung spricht der Umstand, dass die schlitzförmigen Öffnungen nicht direkt in denselben einmünden.

Die aus ihm entspringenden Kanäle führen meist cirkulär um die Achse herum und stehen auf der entgegengesetzten Seite mit Hautspalten in Verbindung. Die Geißelkammern sind kugelig und spärlich. Das sie umgebende Mesoderm ist körnchenarm, in der Umgebung der Oscularschlitze wird es pigmentreich und faserig.

Das Skelett enthält nur Kieselgebilde, aber kein Spongin. Über die Elemente weichen die Autoren mehrfach ab, was ich der großen Variabilität der Art zuschreibe, auch finde ich bei dem untersuchten Exemplar in verschiedenen Schnitthöhen bedeutende Unterschiede. GRAY bildet nur Kieselkugeln und geknöpfte Nadeln ab. OSCAR SCHMIDT erwähnt neben Stecknadeln noch zahlreiche Drusenkugeln; CARTER führt außerdem noch Spiraster und winzige Kugeln an, SOLLAS fand die Spiraster nicht, beschrieb aber Sphaeraster und Mikrostrongyle und

stellt neben *P. melobesioides* noch zwei weitere Arten: *P. carinata* (*Geodia carinata* Bow.) und als neu *P. intermedia*. Letztere soll sich durch das Fehlen von Mikrosphaeren und den Besitz von Mikrostrongylen, erstere durch das Fehlen der Sphaeraster und den Besitz großer Spiraster unterscheiden lassen.

Da ich bei dem von mir untersuchten Stück alle möglichen Kieselkörper auffinde, so muss ich die Artberechtigung von *P. carinata* und *P. intermedia* bezweifeln und halte sie für Varietäten von *P. melobesioides*.

Die Kieselnadeln sind:

1) Tylostyle, meist zu längeren Zügen paralleler Nadeln vereinigt und in der Umgebung des Osculum mit dem spitzen Ende über die Haut hervorragend. Die Länge beträgt 0,8—1 mm, die Dicke 0,013 mm.

2) Sterraster. Sie finden sich dicht gedrängt in der Rinde und in der Achse. Ihre Gestalt ist nierenförmig und mit einem deutlichen Hilus versehen, welcher als heller Fleck zwischen der facettirten oder stacheligen Oberfläche erscheint.

3) Sphaeraster. Sie sind nur halb so groß als die vorigen und weniger zahlreich.

4) Spiraster. An manchen Stellen, besonders in der Nähe der Oscula zahlreich, an anderen spärlich. Die durchschnittliche Länge beträgt 0,025 mm. Durch Vermehrung und Längerwerden der Stacheln entstehen zahlreiche Übergänge zu länglichen Sphaerastern.

5) Mikrostrongyle. Die kleinsten sind winzige Kieselstäbchen von 0,005—0,01 mm Länge. Zwischen ihnen und den Spirastern kommen alle möglichen Zwischenstufen vor als gerade oder mehrfach gebrochene bedornete Stäbe. Sowohl in der Rinde als im Inneren.

6) Mikrosphaere. An manchen Stellen sehr häufig mit glatter oder höckeriger Oberfläche.

Ihr Durchmesser wechselt und geht bis zu 0,003 oder 0,002 herab. Übergangsformen zu Stäbchen nicht gerade selten.

Fundort: Rothes Meer ohne nähere Angabe der Lokalität (UMLAUFF).

#### XVI. Familie. Chondrosidae F. E. Schulze.

Krusten oder massige Spongien mit glatter Oberfläche und deutlicher Faserrinde. Sponginsekretionen fehlen. Die Kieselgebilde sind Aster, Sphaeraster oder Sphaere, welche besonders zahlreich in der Rinde liegen. Sie können auch vollständig fehlen. Das Kanalsystem ist nach dem vierten Typus gebaut. Die Grundsubstanz in der Umgebung der Geißelkammern ist körnig.

Die Familie, einen degenerativen Charakter tragend, leitet zu den Tethyen hinüber, aus welchen sie genetisch herzuleiten sein dürfte.



39. Genus. *Chondrilla* O. Schmidt.

Schwammkörper knollig oder lappige Krusten bildend. Die Kieselkörper sind Aster, Sphaeraster, Pynaster oder glatte Sphaere.

Die Oberfläche ist glatt und glänzend. Eine über alle Meere verbreitete Gattung, welche im rothen Meere drei Vertreter aufweist.

68. *Species. Chondrilla nucula* O. Schmidt.

Knollige oder lappige Art von brauner oder braunrother Farbe, welche bei den erythräischen Exemplaren auffallend dunkel ist. Sie ist charakterisirt durch Zackenkugeln, welche in der Rinde und in der Umgebung der Faserscheide der Kanäle reichlich angehäuft sind. Aster fehlen und es kommen ausschließlich Sphaeraster oder Pynaster von 0,01—0,02 mm vor.

Die Art ist, wie schon CARTER hervorhob, »world-wide«. Sie ist bisher im Mittelmeer, im Golf von Manaar, bei Mauritius, bei den Mollukken und in Westindien beobachtet. Ich besitze große Exemplare von der brasilianischen Küste.

Die erythräischen Exemplare sind auffallend klein.

Fundort: Im südlichen Theil des rothen Meeres aus der Bai von Assab (Vettor Pisani).

69. *Species. Chondrilla mixta* F. E. Schulze.

Wurde 1877 von SCHULZE in dieser Zeitschrift beschrieben und unterscheidet sich von der vorigen Art hauptsächlich durch Form und Vertheilung der Kieselgebilde.

Die Zackenkugeln (Sphaeraster) sind mit Oxyaster gemischt, deren Strahlenzahl 8—16 beträgt.

Beide Formen liegen sowohl im Mark als in der Rinde neben einander, doch so, dass in der Rinde die Sphaeraster, im Inneren dagegen die Oxyaster überwiegen.

Fundort: Rotes Meer ohne nähere Angabe der Lokalität (F. E. SCHULZE).

70. *Species. Chondrilla globulifera* nov. sp. (Taf. XVIII, Fig. 34 u. 35).

Eine sehr häufige Art, welche auf abgestorbenen Korallen, besonders Stylophorastücken große, 2—3 mm dicke Krusten bildet.

Die Farbe ist im Leben lederbraun, im Spiritus geht sie in Grau oder Graubraun über.

Die Oberfläche ist glatt und glänzend.

Das Kanalsystem stimmt bis ins Einzelne mit dem überein, was

SCHULZE und LENDENFELD für diese Gattung bekannt gemacht haben, eben so die histologische Struktur. Ich will noch erwähnen, dass ich bei einem Exemplar zahlreiche Spermaaballen von runder oder elliptischer Gestalt antraf.

Das Skelett weist drei verschiedene Kieselemente auf:

1) Sphaeraster. Sie bilden die Hauptmasse, liegen zahlreich in der Rinde, aber auch im Mark. Hier sind sie gleichmäßig zerstreut, jedenfalls in der Umgebung der Kanäle nicht erheblich häufiger. Ihr Durchmesser beträgt 0,015—0,02 mm. Die Länge der konischen Stacheln bleibt unter dem Durchmesser des Körpers. Pynaster sind selten, dagegen ist bei manchen Sphaerastern die Spitze abgerundet. Die Zahl der Stacheln beträgt 20—25.

2) Oxyaster. Kleiner als die vorigen und mit 7—40 schlanken, spitzen Strahlen. Sie fehlen der Rinde und sind auf das Mark beschränkt, aber nicht so zahlreich wie die Sphaeraster.

3) Sphaere. Es sind Kugeln mit vollkommen glatter Oberfläche und einem durchschnittlichen Durchmesser von 0,015 mm. An Zahl stehen sie den Sphaerastern nach; wo sie am häufigsten sind, kommt eine Kugel auf 40—42 Kugelsterne. In der Rinde sind sie am häufigsten. Während Übergänge zwischen Oxyaster und Sphaeraster fehlen, finde ich solche recht häufig zwischen Sphaeraster und Kugeln. Es finden sich Sphaere mit 7—10 kurzen, gerundeten Höckern, mit zwei bis drei Höckern, oder mit einem einzigen Höcker (Taf. XVIII, Fig. 35).

Fundort: In ruhigen Korallenbuchten nördlich von Suakin in 2—5 Faden Tiefe sehr häufig.

#### 40. Genus. *Grayella* Carter.

Spongien mit sehr dünner, homogener Rinde und cavernösem Mark. Stabnadeln theils glatte, theils bedornete Amphioxe, welche entweder unregelmäßig zerstreut oder in Zügen angeordnet sind. Die Rinde enthält Aster. Ich füge diese Gattung hier an, ohne damit die Stellung derselben sicher beurtheilen zu können. CARTER dachte an Beziehungen zu Osculina und verwies sie zuletzt in die Nähe von Chondrilla.

#### 71. Species. *Grayella cyathophora* Carter.

H. J. CARTER, On *Grayella cyathophora*. Ann. and Mag. Nat. Hist. 1869.

—— Notes on the Sponges *Grayella*, *Osculina* and *Cliona*. Ann. and Mag. Nat. Hist. 1870.

—— Contributions to our knowledge of the Spongida. I. *Carnosa*. Ann. and Mag. Nat. Hist. 1884.

Flach ausgebreitete Art mit glatter, welliger Oberfläche und zahlreichen ovalen, becherartigen Erhebungen (cup-like bodies) von etwa

2 $\frac{1}{2}$  mm Durchmesser, oben mit zellartig durchbrochener Scheibe bedeckt. Unter dieser liegt im Becher ein trichterförmiger Raum, der in der Tiefe verengt ist und die ausführenden Kanäle aufnimmt. Das Skelett enthält zwei Formen von Amphioxennadeln. Die längeren sind glatt, spindelförmig oder cylindrisch und an beiden Enden plötzlich zugespitzt. Die kleineren Nadeln sind zahlreich, spindelförmig, scharf zugespitzt und dicht bedornt.

Weitere Hartgebilde werden in der ersten Publikation nicht erwähnt, dagegen nahm CARTER später eine Nachuntersuchung vor und hebt bei der Rinde den »stelliferous character« hervor, was ihn veranlasste, die Art in die Nähe von Chondrilla zu stellen. Ich habe die Art nicht untersucht.

Fundort: Auf harten Gegenständen im Golf von Suez (CARTER), später am Kap der guten Hoffnung.

#### XVI. Familie. Tethyidae Gray.

Schwämme von radiärem Bau und deutlicher, faseriger Rinde. Sponginbildungen fehlen. Die Kieselnadeln sind große Stabnadeln, spindelförmig, an den Enden zugespitzt oder abgerundet, zuweilen geknöpft.

Die Mikroklere sind Aster, Chiaster und Sphaeraster. Das Kanalsystem ist nach dem vierten Typus gebaut. Subdermalräume oft zahlreich, außerdem können subcorticale Krypten vorkommen.

#### 44. Genus. Tethya Lamarck.

Kugelige Schwämme mit deutlicher Rinde, welche ganz oder nur theilweise faserig ist. Subdermalräume in der Rinde zahlreich. Die Markmasse enthält einen centralen Nucleus, von welchem starke Züge megasklerer Stabnadeln radial ausstrahlen. Mikroklere zahlreich als Aster, Chiaster, Tylaster und Sphaeraster.

#### 72. Species. *Tethya seychellensis* Sollas (Taf. XVIII, Fig. 36).

*Alema seychellensis* P. Wright. Trans. Roy. Irish Acad. 4884.

*Tethya Cliftoni* Bow. Ridley. Rep. on the Zool. Coll. of H. M. S. »Alert«. 4884.

*Tethya seychellensis* Sollas. Challenger Reports. Vol. XXV. 4888.

Ich erhielt einige Exemplare, welche theils fest gewachsen, theils freiliegend auf den Korallenbänken gefunden wurden. Das größte ist von 4 $\frac{1}{2}$  cm Durchmesser. Größere Exemplare weist die EHRENBERG'sche Sammlung auf. Der Schwamm ist von sehr fester Beschaffenheit.

Die Farbe ist im Leben grauroth, an manchen Stellen mit morgenrothem Anflug. Die Spiritusexemplare sind grauweiß.

Die Oberfläche ist bei allen Stücken in deutliche Felder abge-



theilt, welche etwa 2 mm Durchmesser besitzen und in der Mitte buckelig vorgewölbt sind.

Eines der von EHRENBURG gesammelten Stücke besitzt einige fadenartige Anhängsel mit kleinen Schwammknospen am Ende.

Die Ränder der Felder sind durch tiefe Furchen getrennt, stehen aber durch zahlreiche fadenartige Substanzbrücken mit einander in Verbindung.

Die Rinde ist etwa 2 mm dick. SOLLAS sagt, dass sie in eine äußere faserfreie und eine innere faserige Lage zerfalle. An manchen Stellen finde ich diese Unterschiede deutlich ausgeprägt, an anderen jedoch nicht. Die Faserbündel ziehen in einzelnen dichten Zügen parallel zur Oberfläche und lassen unter schwachen Biegungen einzelne Seitenzüge abgehen, welche nach oben ausstrahlen.

Die Markmasse ist leberbraun gefärbt. Der centrale Nucleus hat einen Durchmesser von  $1\frac{1}{2}$ —3 mm. Oscula fand ich an einem Exemplar in Mehrzahl an der obersten Schwammpartie gruppiert und bis zu einer Weite von 2 mm.

Kanalsystem. Auf den Feldern oder Platten sind keine Einlassporen, sondern nur in den sie trennenden Vertiefungen. Die Kanäle führen in zahlreiche, in der Faserrinde gelegene Subdermalräume, welche 4 mm und darüber Weite erreichen. Ihre epitheliale Auskleidung lässt deutliche, stark granulirte und in der Mitte buckelig vorgewölbte Plattenzellen erkennen. Aus diesen Subdermalhöhlen führen kurze, senkrechte Kanäle in die großen Subcorticalräume, welche an der Grenze zwischen Rinde und Mark an gehärteten Spiritusexemplaren, die etwas kontrahirt sind, als Spalten auftreten. Aus ihnen ziehen enge, radial verlaufende Zufuhrkanäle ins Innere, unterwegs unter spitzwinkligen Theilungen Zweige an die Geißelkammern abgebend. Letztere sind zahlreich, klein und kugelig. Die abführenden Kanäle verlaufen analog und sammeln sich in einem größeren Geißelkanal.

Skelett. Die Megaskleren sind Stabnadeln, welche theils einzeln im Gewebe liegen, theils zu 0,2 mm dicken Bündeln, welche in der Rinde sich ausbreiten, vereinigt sind. Stets ist die Anordnung radial. Die Länge der Nadeln beträgt 1,5—1,6 mm bei einer Dicke von 0,025 mm. Die Enden sind verjüngt und abgerundet oder zugespitzt.

Die Mikroskleren sind vorwiegend Sphaeraster von 0,05 bis 0,06 mm Durchmesser. In der Rinde liegen sie dichter als im Mark. Hier gehen sie zuweilen in Oxyaster über.

Daneben kommen in der Rinde und im Mark zahlreiche kleine Tylaster vor mit sechs bis acht dünnen Strahlen und kleine Hexactine von 0,004 mm Durchmesser.

Im Mark finden sich außerdem noch zarte, größere Hexactine, deren Arme durchschnittlich 0,025 mm lang und nur 0,0045 mm dick sind. Die Enden der zarten Arme sind fein zugespitzt, sehr häufig zweigablig und zuweilen jeder Gabelast nochmal gegabelt.

Fundort: Auf den Korallenbänken von Suakin frei herumliegend oder festgewachsen (KELLER). Mehrere, bis walnussgroße Exemplare aus der EHRENBURG'schen Sammlung, darunter gut erhaltene Spiritus-exemplare stammen aus dem rothen Meere, ohne nähere Bezeichnung der Lokalität (Djedda?).

Bemerkung. Die Art scheint je nach der Lokalität etwas zu variiren. Ein Stück der EHRENBURG'schen Sammlung ist an der Oberfläche mit Conuli besetzt, hexactine Mikraster sind selten, meist sind acht bis zehn Strahlen vorhanden. Ein anderes Stück zeigt in der Markmasse die kleinen Tylaster selten, dagegen zahlreiche schlank-armige Hexactine, deren Strahlen am Ende fast konstant, einfach oder doppelt gegabelt sind. Die Art ist in den warmen Meeren weit verbreitet und reicht wohl bis nach Australien, den Philippinen und bis nach Brasilien, denn wie schon SOLLAS bemerkt, stehen mehrere der bisher tropischen *Tethyaspecies* *T. seychellensis* sehr nahe und dürften sich bei eingehender Vergleichung als bloße lokale Varietäten dieser Art herausstellen.

So scheint mir die Arthberechtigung der australischen *Tethya ingalli* Bow., *T. robusta* Bow. und *T. Cliftoni* Bow. zweifelhaft, eben so diejenige von *T. japonica* von Manila und vermuthlich gehört auch die brasilianische *T. maza* Selenka in diesen Formenkreis hinein. Wenn ich die Speciesbezeichnung *T. seychellensis* beibehalte, so geschieht dies, weil meine Exemplare am meisten mit der unter diesem Namen aufgeführten Form übereinstimmen.

### **Tetractinellidae.**

Den sehr eingehenden Darstellungen von SOLLAS über die allgemeinen Bauverhältnisse dieser durch den Bau tetraxoner Kieselnadeln ausgezeichneten Gruppe kann ich hier wenig neue Gesichtspunkte beifügen. Sie ist im rothen Meere durch eine geringe Zahl von Formen vertreten, da die Ausbeute der verschiedenen Beobachter eine relativ spärliche geblieben ist.

In morphologischer Beziehung bieten die Tetractinelliden nicht mehr jene monotonen Verhältnisse dar, die man bei einachsigen Kieselchwämmen vorfindet, am eigenthümlichsten ist der Skelettbau und beachtenswerth die hohe Differenzirung des Kanalwerkes.

Es hängt dies zusammen mit der Ausbildung einer Rindensubstanz,

welche bei höher stehenden Gattungen scharf von der Markmasse absticht, aber auch bei tiefer stehenden Formen mehrfach angedeutet ist.

### Skelett.

#### a. Spongin.

Die Sponginausscheidungen treten hier beinahe ganz zurück, da der festigende Mechanismus im Allgemeinen theils mit Hilfe von Kieselgebilden, theils mit Unterstützung durch den Gewebeturgor hergestellt wird. Ganz fehlen dieselben noch nicht, wie SOLLAS hervorhob: »Spongin only occurs in small quantity, uniting as by short synaptaculæ adjacent spicula together.« Ausnahmsweise tritt Spongin auch in einer bisher nicht bekannt gewordenen Form auf. Bei *Stelletta Siemensi* finden sich zahlreiche, intensiv braun gefärbte, sphärische oder elliptische Körper, welche gegen Säuren und Alkalien sehr resistent sind, sich aber in heißer Kalilauge langsam lösen; ich glaube diese Rindenkörper als Sponginkugeln in Anspruch nehmen zu dürfen und in dieser Annahme wurde ich bestärkt durch die Beobachtung, dass sie in geschlossenen Follikeln liegen, welche inwendig mit kubischen Zellen ausgekleidet sind. Es ist naheliegend, in diesem Zellenbelag Spongoblasten zu vermuthen.

#### b. Kieselnadeln.

Sie weisen hier eine große Mannigfaltigkeit auf, so dass eine geordnete Klassifikation sich fühlbarer als irgendwo macht. SOLLAS, sodann SCHULZE und LENDENFELD haben durch Aufstellung einer genauen Nadelnomenklatur die Übersicht sehr erleichtert.

Derschonbeimonaxonen Kieselschwämmen hervorgehobene Gegensatz zwischen Megaskleren und Mikroskleren tritt, was bei dem engen Zusammenhang beider Gruppen natürlich erscheint, auch bei den Tetractinelliden auf.

Die Megasklere sind monaxon, triaxon, auch polyaxon (Sphaere), nie fehlen die typischen Tetraxone. Letztere erscheinen in zahlreichen Modifikationen, am ursprünglichsten bei tetractinen Fußangeln (Chelotropen), wie wir sie beispielsweise bei den Pachastrellen finden. Alle vier Strahlen sind gleich lang. Durch ungleiche Entwicklung der Strahlen entstehen die weitverbreiteten Triaene, deren langer Strahl zum Schaft (Rhabdom) wird. Davon werden die drei an dessen Ende stehenden kürzeren Strahlen als Cladi oder Aststrahlen unterschieden.

Die Cladi sind entweder rückwärts gebogen (Anatriaen) oder rechtwinklig abstehend (Orthotriaen) oder nach vorn gerichtet (Protriaen).



Bei den höherstehenden Formen, so bei *Cinachyra*, ist ganz entschieden eine Tendenz zur Verkümmern tetraaxoner Nadeln angedeutet. Durch Rudimentärwerden eines Aststrahles gehen hier prototriaene Nadeln häufig in Diaene, genauer gesprochen in Prodiaene über. Ich glaube annehmen zu dürfen, dass sogar ein Theil der monaxonen Nadeln durch Verkümmern aller drei Cladi entstanden ist. Höchst eigenthümliche Gebilde sind die oft präsentirtellerartig aussehenden Megasklere bei gewissen Lithistiden (*Discodermia*) (Taf. XX, Fig. 59). Es sind die Phyllostriaene, deren Entstehung durch blattartige Verbreiterung und Verschmelzung der Aststrahlen schon von O. SCHMIDT und SOLLAS richtig erkannt wurde.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie aus vierstrahligen Desmen (*Tetracrepis*) hervorgegangen sind, da man Zwischenformen nicht selten antrifft.

Die Desme, meist unregelmäßige oder auch deutlich vierstrahlige Nadeln mit knorrigem Enden, sind lediglich auf die Lithistiden beschränkt, wo sie in allgemeiner Verbreitung vorkommen.

Nicht weniger formenreich sind die Mikroskleren.

Sigme sind in der Familie der Tetillidae außerordentlich zahlreich vorhanden. Aster, Spiraster, bedornete Stäbe und Mikrosphaere sind sehr verbreitet.

### Kanalsystem.

Dasselbe erreicht in dieser Gruppe wohl den höchsten Grad der Komplikation. Von den VOSMAER'schen Kanaltypen scheint nur der dritte und vierte vertreten zu sein. Bei den Choristiden zeigen die zarteren Formen den dritten Typus sehr entschieden ausgeprägt, bei den massigen Arten scheint durchweg der vierte Typus vorzuwiegen, wobei die Kanäle häufig sehr eng sind und am Eingang zuweilen specielle Einrichtungen erkennen lassen. Für die Lithistiden, deren Organisation wir nur sehr unvollständig kannten, giebt SOLLAS genaue Darstellungen und es scheint, dass ihr Kanalsystem sich dem dritten Typus anreihet, was ich auch für *Discodermia stylifera* bestätigen kann.

Nach SOLLAS sind die kleinen, halbkugeligen Geißelkammern weitmündig, die Kragen ihrer Geißelzellen durch eine gefensterte Membran verbunden. Hierin weichen meine Befunde etwas ab. Das Kanalsystem lässt eine gewisse Ähnlichkeit mit den Aplysilliden und Hexactinelliden nicht verkennen, die Geißelkammern bei *Discodermia* sind relativ groß, dichtgedrängt und langgestreckt, wie bei *Aplysilla*. Zwischen Rinde und Geißelkammerzone liegt eine geißelkammerfreie Lacunenzzone.

Von einer die Kragen verbindenden Membran habe ich nichts beobachten können.

### Poren, Porensiebe, Porenkelche (Porocalyces), Chonae und Subdermalräume.

Die Hauptporen sind meistens über die ganze Hautfläche zerstreut. Besonders regelmäßig fand ich ihre Anordnung bei *Stelletta Siemensi*. Bei den Lithistiden herrscht dieselbe Anordnung, doch war dort das Vorkommen von Porensieben bekannt geworden (*Theonella*).

Eine interessante Anordnung der Poren hat SOLLAS bei *Cinachyra* beschrieben. Hier liegen sie gleichmäßig zerstreut und dichtgedrängt in schüsselförmigen oder flaschenartigen Vertiefungen (Cloaca, Vestibule), für welche ich den Namen Porenkelche oder Porocalyces vorschlagen möchte. Genauer gesprochen liegen nach den Abbildungen von SOLLAS (*Challenger Reports*, *Tetractinellida* Taf. XXIX, Fig. 4) eine Anzahl von Porensieben in den Kelchen und werden durch leistenartige Vorsprünge getrennt. Diese Porenkelche sind ganz typische Bildungen, welche für *Cinachyra* sehr charakteristisch sind. Doch können die vortretenden Leisten fehlen (*Cinachyra* Schulzei und *C. eurystoma*). Bei *C. trochiformis* erscheinen sie, statt wie bei den übrigen Arten zerstreut, auf einen basalen Gürtel beschränkt.

Bildungen ganz eigener Art sind die Chonae, welche bei den Geodien und Stellettiden so allgemein verbreitet angetroffen werden. Bereits von BOWERBANK, SCHMIDT und CARTER beobachtet, sind diese Gebilde von SOLLAS genauer untersucht und in jüngster Zeit namentlich von LENDENFELD richtig gewürdigt worden<sup>1</sup>.

Ich finde diese Chone bei der neuen *Stelletta Siemensi* in der Rinde zahlreich. Sie sind hier sanduhrförmig, wie schon CARTER sich treffend ausdrückt, mit einem einfachen Chonalkanal, welcher in eine umgekehrt becherförmige Chonalkuppel einmündet (Taf. XX, Fig. 55). In der Umgebung des Chonalkanales findet sich auch bei dieser Art eine dichte Lage cirkulärer Faserzellen, welche offenbar als Sphincter zu wirken bestimmt ist. Dass sie zum Verschluss des Chonalkanales dienen, erscheint naheliegend. Eine besondere physiologische Bedeutung kommt diesen Chonen offenbar zu, sei es, dass sie die Wasserströmung reguliren oder, was mir wahrscheinlicher erscheint, bei stark bewegtem Wasser die Rindenkanäle schließen und damit den Turgor der Schwammsubstanz zum Zwecke größerer Festigkeit erhöhen.

Subdermalräume und die damit verwandten subcorticalen Räume

<sup>1</sup> R. v. LENDENFELD, Die Gattung *Stelletta*. Berlin 1890.

scheinen häufige Vorkommnisse zu sein. Erstere fehlen auch den Lithistiden nicht und die hier auftretende äußere Lacunenzone ist wohl als ein System zahlreicher kleiner Subdermalhöhlen aufzufassen.

### Klassifikation.

Ich schließe mich dem von SOLLAS vorgeschlagenen System an und halte auch die von ihm aufgestellten beiden großen Hauptzweige oder Unterordnungen der Choristidae und Lithistidae für die natürlichste Anordnung. Letztere bilden einen eigenthümlichen und offenbar sehr alten Seitenzweig, welcher sich von dem Hauptstamm der Tetractinelliden abgelöst hat.

### A. Choristidae.

#### XVII. Familie. Tetillidae Sollas.

Im äußeren Habitus den Tethyaden sehr ähnlich, aber neben den monaxonen Stabnadeln kommen noch Protriaene vor. Die Mikroskleren sind zahlreich und bestehen vorwiegend aus Sigmaspiren. Die Rinde ist bald vorhanden, bald fehlend. Das Kanalsystem ist nach dem vierten Typus gebaut.

#### 42. Genus. *Tetilla* O. Schmidt.

Eine deutliche Rinde fehlt. CARTER beschrieb zwei Arten von der Südküste Arabiens, welche ich hier aufführe, da die weite Verbreitung derselben es wahrscheinlich macht, dass sie auch dem eigentlich erythräischen Gebiet angehören.

#### 73. Species. *Tetilla dactyloidea* Carter.

*Tetilla dactyloidea* H. J. Carter. Description of a siliceous sandsponge. Ann. and Mag. of Nat. Hist. 1869 und Additional Information on the structure of *T. dactyloidea*. Ann. and Mag. of Nat. Hist. 1872.

*Tetilla dactyloidea* W. J. Sollas. Challenger Reports. 1888.

CARTER beschrieb die Art als aufrechte, längliche, dattelförmige oder zitzenförmige Spongie mit glatter Oberfläche und rothbrauner Färbung; mit einem Osculum an der Spitze und an der Basis mit Nadelbüscheln verankert.

SOLLAS giebt an, dass die Skelettnadeln aus spindelförmigen Stäben von 1,35 mm Länge und 0,006 mm Dicke bestehen, welche theils ungeordnet verlaufen, theils zu longitudinalen Bündeln angeordnet sind. Daneben kommen Protriaene von 1,43 mm Länge und 0,004 mm Dicke vor. Die basalen Anatriaene sind 12 mm lang und 0,004 mm dick. Die Mikrosklere sind Sigmaspire von 0,008 mm Länge.



Durch die Güte von H. J. CARTER erhielt ich ein Originalexemplar, bei welchem die Stabnadeln vorwiegend in longitudinalen Bündeln angeordnet sind. Sigmaspire finde ich etwas spärlich, dagegen sind, was weder CARTER noch SOLLAS erwähnen, zahlreiche Mikrosphaeren vorhanden, welche einen Durchmesser von 0,002—0,004 mm besitzen.

Fundort: Auf Sandgrund in seichtem Wasser bei Ras Abu Ashrin (CARTER).

#### 74. Species. *Tetilla arabica* Carter.

*Tethya arabica* H. J. Carter. Descriptive account of four subsphaerous sponges. Ann. and Mag. of Nat. Hist. 1869.

*Tetilla arabica* W. J. Sollas. Challenger Reports. 1888.

Schwamm kugelig und freiliegend oder halbkugelig und festgeheftet. Oberfläche stachelig, netzförmig mit Poren in den Vertiefungen. Oscula auf kegelförmigen Erhebungen. Der Schwamm besitzt einen Durchmesser von etwa 7 cm. Die Stabnadeln sind zu Bündeln angeordnet, welche radiär um einen Nucleus angeordnet sind.

An Nadelformen werden angegeben: 1) Stabnadeln von 3,5 mm Länge und 0,035 mm Dicke. 2) Protriaene von 3,5 mm Länge und 0,014 mm Dicke. 3) Anatriaene von 4,5 mm Länge und 0,01 mm Dicke. Die Mikrosklere enthalten 4) Sigmaspire von 0,0125 mm Länge und 5) Mikrosphaere von 0,0042 mm Durchmesser.

Fundort: Arabische Küste bei der Insel Masira.

#### 43. Genus. *Cinachyra* Sollas.

Diese unlängst aufgestellte Gattung ist durch eine Reihe von Merkmalen sehr scharf charakterisirt und umfasst Sigmatophoren mit deutlicher Rinde, in welcher Subdermalräume fehlen. Im äußeren Habitus der Gattung *Tuberella* sehr ähnlich, ist sie leicht erkennbar an den eigenthümlichen Porocalyces oder schüsselförmigen oder flaschenförmigen Einstülpungen der Rinde (flask-shaped recesses, SOLLAS), welche bald groß und in geringer Zahl vorhanden sind, bald zahlreich über den Körper zerstreut sind oder auf eine bestimmte Zone beschränkt erscheinen. Sie sind stets porenreich, siebartig durchbrochen und fungiren theils als Einströmungs-, theils als Ausströmungslöcher. Das Kanalsystem ist deutlich nach dem vierten Typus gebaut.

Der centrale Nucleus ist ziemlich umfangreich, von ihm aus gehen dicke Nadelbündel nach der Oberfläche und durchsetzen die Rinde senkrecht. Von dieser Gattung ist bisher eine einzige Art bekannt geworden, welche die Challengerexpedition bei den Kerguelen erbeutete.

Ich kann hier drei neue Species aus dem erythräischen Gebiet hinzufügen, welche ungemein leicht aus einander zu halten sind.

75. Species. *Cinachyra Schulzei* nov. sp. (Taf. XIX, Fig. 41, 42 u. 43).

Der kugelige Schwamm ist an der Basis abgeflacht und mit Hilfe kurzer Ausläufer am Grunde festgewachsen. Er erreicht einen Durchmesser bis zu 4 cm.

Die Farbe ist im Leben matt gelbbraun und verändert sich im Alkohol nur sehr wenig.

Die Oberfläche ist unregelmäßig höckerig und wegen der senkrecht gestellten, hervortretenden Nadelbüschel deutlich borstig.

Die Porocalyces sind zahlreich, meist kreisförmig und 2—3 mm weit. Nur hier sind siebartig angeordnete Poren vorhanden, an den übrigen Stellen nicht. Die Kelche sind bald schüsselförmig, bald flaschenförmig. Auf dem Durchschnitt zeigt der Schwammkörper eine deutliche Rinde und ein ziemlich kompaktes Mark.

Die Dicke der Rinde wechselt, während sie an manchen Stellen nur  $1\frac{1}{2}$  mm beträgt, steigt sie an anderen bis zu 4 mm, selten höher.

Die Rinde ist bis zur Oberfläche deutlich faserig, die Fasern verlaufen parallel der Oberfläche.

Das Kanalsystem zeigt einen mäßigen Grad der Entwicklung. Die Abwesenheit aller Poren, Kanäle und Subdermalräume in der Rinde wurde oben bereits angedeutet.

Der Rand der Porenkelche ist glatt und wulstig oder mit Nadeln besetzt und kranzmündig.

Die Tiefe der Kelche wechselt, ich finde die kleineren flaschenförmig und an der Mündung sogar verschließbar; SOLLAS bezeichnet diese Bildungen als Kloakalkammern (Cloakal chambers), wenn sie einen stark verengten Hals besitzen. Der Verschluss erfolgt durch eine diaphragmaähnliche Sphinctermembran. Die größte Tiefe der Kelche, welche ich gemessen habe, beträgt 5 mm. Die Innenwand derselben ist vollkommen glatt. Vortretende Rippen, welche netzartig verbunden sind, wie sie SOLLAS für seine *C. barbata* beschreibt, kommen bei dieser Art nicht vor. Größere Nadeln fehlen in der Umgebung, nur Sigma-spire lassen sich beobachten, wenn auch nur in spärlicher Zahl. Die mikroskopischen Poren umgeben im Grunde ab und zu einen, zwei, oder auch drei größere Poren, welche wohl als Ausströmungslöcher zu betrachten sind. Die von den Sieben entspringenden Kanäle verlaufen anfänglich unverzweigt und divergirend in der Schwammsubstanz. Die (Hauptkanäle verlaufen vorwiegend radial und werden bis 0,3 mm weit Taf. XIX, Fig. 42).

**Skelett.** Die Hauptmasse der Hartgebilde besteht aus spindelförmigen Stabnadeln. Diese sind gerade und an den beiden Enden fein zugespitzt. Sie sind 5—6 mm lang und werden in der Mitte 0,04 mm dick. Sie verlaufen in radialen Zügen, welche von einem centralen Nucleus entspringen und gegen die Oberfläche pinselartig aus einander fahren. An Spiritusexemplaren sind die Bündel spiralig und sind alle im gleichen Sinne gebogen. Wie SOLLAS bereits vermuthete und LENDENFELD an *Tethya* kürzlich bestätigt hat, ist die spirallige Anordnung und Biegung eine Folge der Kontraktion des Schwammgewebes.

Neben den genannten Nadeln finden sich noch feinere Stabnadeln vorwiegend in der Markmasse, seltener in der Rinde. Es sind zarte *Amphioxe* von 0,25 mm Länge und 0,005 mm Dicke.

In den Bündeln, aber auch zwischen denselben verlaufend, kommen zarte, mehrere Millimeter lange *Anatriaene* vor, deren 0,006 bis 0,01 mm dicker Schaft nicht selten wellig gebogen erscheint.

Ferner frei über die Oberfläche hervorragende *Protriaene*, deren Schaft 0,02 mm dick ist, und deren 0,4 mm lange Aststrahlen an der Spitze etwas nach außen gebogen sind.

An Mikroskleren finden sich zahllose *Sigme*, und zwar vorherrschend in der Markmasse, spärlicher in der Rinde. Sie liegen am dichtesten in der Umgebung der Kanäle, wo sie meist eine deutliche Wand darstellen. Sie sind durchschnittlich 0,02 mm lang.

Eben so massenhaft, bald zu Haufen, bald zu feinen Strängen angeordnet, sind Mikrosphaeren von 0,002 mm Durchmesser anzutreffen.

Der Schwamm nimmt gelegentlich Fremdkörper auf, wobei er jedoch mit Auswahl vorgeht. Ich fand an einigen Stellen zahlreiche kugelige Drusen von kohlensaurem Kalk, welche auch der Rinde anhaften, und wahrscheinlich von einer zusammengesetzten *Ascidie* herühren.

**Fundort:** Bei Steamerpoint an der Küste von Aden in seichtem Wasser und auf feinsandigem Grund. Die Art ist wohl weit verbreitet und reicht bis zum Kanal von Mozambique an die madagassische Küste.

76. *Species. Cinachyra eurystoma nov. sp.* (Taf. XIX, Fig. 46, 47 u. 48).

Die mir zugänglichen Exemplare, welche aus dem Berliner Museum stammen, sind kleiner als bei der vorigen Art und besitzen nur etwa  $2\frac{1}{2}$  cm Durchmesser, sind ebenfalls von gerundeter Form und fester Beschaffenheit.

Die Farbe (in Spiritus) ist gelbgrau.

Die Oberfläche ist vollkommen glatt oder netzartig gefurcht, an



manchen Stellen lässt sich eine feine Behaarung erkennen. Die Rinde ist deutlich, die Markmasse besitzt einen deutlichen Nucleus mit radialen Faserbündeln.

Die Porenkelche sind sehr groß, doch im Durchmesser wechselnd und bis zu 1 cm tief. Ihre Zahl ist gering (vier bis fünf), der Rand der Mündung scharf und auf einer kurzen, schornsteinartigen Erhebung gelegen.

Das Kanalsystem stimmt sehr mit demjenigen von *C. Schulzei* überein. Die Innenwand der Porenkelche glatt und ohne vorstehende Rippen. Von den mikroskopischen Siebporen treten radiär gestellte feine, unverzweigte Kanäle in die Schwammsubstanz ein. Unter der Rinde scheinen einzelne größere, vielfach eingeschnürte Kanäle von  $\frac{1}{2}$  mm Weite durch, vermuthlich sind dies die Ausfuhrkanäle. Das Schwamminnere ist dicht mit kleinen, kugeligen Geißelkammern erfüllt.

Das Skelett enthält folgende Nadelformen:

1) An Megaskleren große, gerade spindelförmige Stabnadeln, welche an den Enden fein zugespitzt oder abgerundet sind. Ihre Länge beträgt durchschnittlich  $3-3\frac{1}{2}$  mm bei einer Dicke von 0,03 bis 0,035 mm. Sie verlaufen vom centralen Nucleus aus radiär in Bündeln, die Enden ragen nur wenig über die Oberfläche hervor.

2) Eben so lange, aber dünnere Stabnadeln von 0,007—0,035 mm Dicke. Sie sind nicht zahlreich.

3) Anatriaene mit einem 0,005 mm dicken und mehrere Millimeter langen Schaft. Die 0,075 mm langen Aststrahlen sind fein zugespitzt.

4) Größere Protriaene mit nur wenig vorgeneigten Aststrahlen, deren Länge 0,15—0,17 mm misst. Dieselben sind nicht selten unregelmäßig gebogen. Die Dicke des Schaftes beträgt 0,04—0,045 mm. Zuweilen finden sich Protriaene mit stark vorgebogenen Aststrahlen.

5) Kleine Protriaene, deren Strahlen sehr stark vorgebogen sind, so dass sie gegen den Schaft einen sehr spitzen Winkel bilden. Die Äste sind nur 0,01 mm lang. Häufig sind nur zwei Äste ausgebildet, der dritte Ast ist verkümmert oder fehlt ganz, es entstehen zarte Diaene.

Diese Nadelform findet sich besonders zahlreich in der Umgebung der Porenkelche, wo sie ausschließlich vorhanden sind, in parallelen Zügen zwischen den Kanälen verlaufen. Sie ragen auch frei und  $\frac{1}{2}$  mm weit ins Innere der Porenbecher hinein, dienen also wahrscheinlich zum Abfange der Nahrung. Die größeren Protriaene fehlen an dieser Region, dagegen sind am Rande der Porocalyces Übergangsformen zwischen beiden Nadelsorten vorhanden.

6) Rhabdodragme, regellos im Schwamm zerstreut und aus fünf bis acht feinsten Nadeln gebildet, zuweilen mit lockigem Verlauf.

7) Sigme. Sie sind außerordentlich zahlreich in der Rinde und in der Umgebung der Kanäle. Sie werden 0,01—0,013 mm lang und nur 0,0015 mm dick.

Fundort: Rothes Meer ohne nähere Angabe der Fundstelle (UMLAUFF).

77. Species. *Cinachyra trochiformis* nov. sp. (Taf. XIX, Fig. 44 u. 45).

Die beiden untersuchten Stücke des Berliner Museums, auf welche ich diese originelle Art begründe, haben die Form eines Kreisels. Es sind niedrige Kegel mit eingezogener Basis, welche aufgewachsen ist. Die Höhe der Stücke beträgt  $2\frac{1}{4}$  cm, die größte Breite der Basis  $2\frac{1}{2}$  bis 3 cm.

Die Farbe (in Spiritus) ist graugelb.

Die Oberfläche erscheint glatt und zeigt niedrige gerade und längsverlaufende Leisten, welche nach der Spitze des Kegels zu konvergiren. Poren und Porenkelche fehlen im oberen Theile durchaus und sind lediglich auf den basalen Theil beschränkt, wo sie am breitesten Theil des Kegels einen deutlich begrenzten, etwa 5 mm breiten Gürtel von Porocalyces bilden. Sie stehen hier wabenartig und dicht gedrängt, sind 1—3 mm weit und flach schüsselförmig. Ihre Innenfläche ist nicht glatt, wie bei den vorigen Arten, sondern durch ein Netzwerk deutlich vortretender Leisten ausgezeichnet.

Das Kanalsystem stimmt in seinem Verlauf mit demjenigen der vorigen Species überein.

Das Skelett enthält 1) gerade megasklere Stabnadeln, spindelförmig, an den Enden fein zugespitzt oder abgerundet. Die Länge ist 3—4 mm, die Dicke 0,04—0,045 mm. Sie sind in radialen Bündeln angeordnet, werden im Centrum durch einen Nucleus zusammengehalten und stehen nicht über die Oberfläche hervor.

2) Haarförmige, oft wellig verlaufende Stabnadeln, welche nur 0,004 mm dick werden.

3) Anatriaene. Sie sind in sehr geringer Zahl vorhanden. Ihre fast geraden Äste stehen unter einem Winkel von  $45^{\circ}$  vom Schaft ab und sind 0,4 mm lang. Die Schaftdicke beträgt 0,0075 mm.

4) Protriaene. Sie sind am häufigsten an der Schwammbasis im Gebiet des Porenbechergürtels und schwanken in der Größe. Die Länge der Äste beträgt 0,05—0,1 mm. Die Dicke des Schaftes schwankt zwischen 0,005—0,01 mm. Die Äste sind stark vorgeneigt und ragen frei über die Oberfläche empor.

5) Microxe. Das Schwammgewebe ist dicht damit erfüllt. Besonders zahlreich liegen sie in der Rinde, und zwar regellos zerstreut und

wirrt durch einander. Sie sind ziemlich rasch zugespitzt, 0,4 mm lang und 0,005 mm dick.

6) Sige. Besonders zahlreich in der Rinde vorhanden. Sie wer- 0,01—0,015 mm lang.

Fundort: Rotes Meer, ohne nähere Angabe der Lokalität (UM- LAUFF).

### XVIII. Familie. Stellettidae Sollas.

Tetraxone Kieselschwämme mit vorwiegend radial angeordneten Megaskleren, welche theils Amphioxe, theils Triaene (Orthotriaene, Anatriaene) sind. Die Mikrosklere sind einfache Sterne. Rinde bald vorhanden, bald fehlend. Kanalsystem nach dem vierten Typus.

#### 44. Genus. Stelletta O. Schmidt.

Rinde vorhanden. Mit Chonae am Eingang des Kanalsystems.

78. Species. *Stelletta Siemensi* nov. sp. (Taf. XIX, Fig. 50, 51, 52; Taf. XX, Fig. 55, 56 u. 57).

Eine von CARTER im Jahre 1869 von der arabischen Küste als *Geodia arabica* beschriebene Spongie könnte vielleicht hierher gehören, doch lässt sich dies aus der Beschreibung nicht sicher ermitteln; nach SOLLAS hätte CARTER eine echte *Geodia* vor sich gehabt.

Die von mir untersuchten Exemplare stammen von EHRENBURG und SIEMENS. Sie sind von Haselnussgröße bis Walnussgröße, kugelig bis nierenförmig und scheinen nicht festgewachsen zu sein.

Die Farbe (in Spiritus) ist matt schwarz bis braunschwarz, die Rinde ist viel intensiver gefärbt als das Schwamminnere.

Die Oberfläche ist schwach runzelig, aber nirgends behaart oder borstig.

Die Hautporen sind zahlreich und mit bloßem Auge eben sichtbar. Die Hautfläche ist wie mit Nadelstichen durchbohrt. Alle Exemplare zeigen ein scharf begrenztes Osculum von elliptischer Form und mit einem größeren Durchmesser von 4 mm. In seiner Umgebung ist die Schwammsubstanz stark eingesenkt, der Rand erhebt sich in einem deutlichen lippenartigen Wulst, oder ist kurz schornsteinartig mit scharfer Kante. Die Rinde ist deutlich abgesetzt und 0,5—0,8 mm dick. Ihre Beschaffenheit ist derb, lederartig und der ganzen Dicke nach faserig. In ihr fehlen die Subdermalräume, dagegen liegt unter ihr eine Zone subcorticaler Krypten. Das Mark ist fest.

Kanalsystem. Die Hautporen führen in die typischen Chonalbildungen, welche eine deutliche Sanduhrgestalt besitzen und offenbar



verschließbar sind, da der kürzere oder längere Chonalkanal, der in die umgekehrt kegelförmige Chonalkuppel führt, oft stark verengt ist.

In der Umgebung des Chonalkanales ist eine dichte Lage cirkulär verlaufender Faserzellen deutlich abgegrenzt. Im Inneren des Kanales lässt sich zuweilen eine irisartige Sphinctermembran beobachten.

Die subcorticalen Krypten, welche diese Chonae aufnehmen, sind kugelige oder ellipsoide Räume von 0,2—0,3 mm Durchmesser. Oft hängen sie auf größere Strecken zusammen und sind von zarten, die Pulpa mit der Rinde verbindenden Substanzbrücken durchzogen. Im Grunde dieser Räume steigt ein größerer Kanal senkrecht in die Tiefe und erscheint von Strecke zu Strecke sphincterartig eingeschnürt. Er giebt unter spitzen Winkeln seitliche Äste ab. Die kugeligen Geißelkammern, welche die Enden der Kanälchen aufnehmen, sind in der äußeren Hälfte der Markmasse zahlreich und erlangen einen Durchmesser von 0,02—0,03 mm. Die Grundsubstanz des sie umgebenden Mesoderm ist feinkörnig. Die abführenden Kanäle münden in einen kurzen, 3—4 mm weiten Gastralraum, der zum Osculum führt.

Skelett. Die Megaskleren sind radial angeordnet, aber nirgends zu Bündeln vereinigt. Unter ihnen kommen vor:

1) Zahlreiche Stabnadeln, Amphioxe von wechselnder Länge und Dicke, welche indessen auf die Markmasse beschränkt sind. Sie sind spindelförmig und schwach gebogen. Sie werden bis zu 1,5, seltener 2 mm lang und höchstens 0,035 mm dick.

2) Orthotriaene. Die größten endigen in der Rinde, in welcher sich die Äste horizontal ausbreiten. Sie werden etwa 2,5 mm lang und 0,006 mm dick. Ihr Schaft, in der Markmasse steckend, ist langsam und fein zugespitzt. Die Äste sind kräftig.

3) Anatriaene. Sie überwiegen an Zahl und kommen hauptsächlich im äußeren Theil des Markes vor, reichen aber vereinzelt auch in die Rinde, aber nicht bis zur Oberfläche. Sie werden 1,3—1,4 mm lang und 0,012 mm dick. Sie gehen zuweilen in Orthotriaene über.

4) Kugeln. Es sind das höchst eigenartige Bildungen, die ich ausschließlich in der Rinde, aber bei allen Exemplaren als konstantes Vorkommen finde. Es sind kugelige oder eiförmige Bildungen von dunkelbrauner Färbung und etwa 0,4 mm Durchmesser. Sie bilden eine zusammenhängende Lage im äußeren Theil der Rinde, und man könnte geneigt sein, sie mit den Kieselkugeln der Geodien zu identificiren. Bei näherer Untersuchung erweisen sie sich jedoch als Haufen winziger Kugeln, welche durch eine Kittmasse verbunden sind. Die Masse wird von kalter Kalilauge etwas gequollen, aber nicht gelöst, wohl aber von warmer Lauge.

Ich muss diese Masse für Spongin halten, worin ich um so mehr bestärkt werde, als sich in der Umgebung deutliche Follikel finden, deren Epithelauskleidung lebhaft an einen Spongoblastenmantel erinnert. Die Annahme, dass man es mit eingeschlossenen Fremdkörpern zu thun habe, bleibt ausgeschlossen, denn ihr konstantes Vorkommen und das Fehlen auf der Oberfläche sprechen dagegen.

5) *Oxyaster*. Sie sind äußerst klein und zart, besitzen sieben bis neun Strahlen und finden sich in der Rinde spärlich, häufig im Mark. Ihr Durchmesser beträgt 0,01 mm.

6) *Mikrosphaere*. Ihr Durchmesser beträgt 0,005 mm. Das Markgewebe ist stellenweise damit dicht erfüllt.

Fundort: Südlicher Theil des rothen Meeres in 18 Faden Tiefe (SIEMENS). Mehrere Exemplare ohne nähere Angabe der Fundstelle stammen von EHRENBURG.

#### XIX. Familie. *Pachastrellidae* Sollas.

Streptastrose Schwämme mit fußangelähnlichen Tetractinen oder Chelotropen. Die Mikrosklere sind Spiraster, Sphaeraster und Mikrorhabde.

#### 45. Genus. *Pachastrella* O. Schmidt.

Neben Fußangeln (Chelotrope) kommen noch Amphioxe als Megasklere vor. Die Mikrosklere sind Spiraster oder höckerige Stäbe oder Sterraster. Das Kanalsystem nach dem vierten Typus gebaut. Die rundlichen Geißelkammern sind zahlreich und verhältnismäßig groß. Die Grundsubstanz des sie umgebenden Mesoderm ist stark körnig.

#### 79. Species. *Pachastrella exostotica* O. Schmidt (Taf. XIX, Fig. 53; Taf. XX, Fig. 54).

*P. exostotica* O. Schmidt. Die Spongien der Küste von Algier. 1868. p. 46.

*Calthropella exostitus* Sollas. Challenger Reports. XXV. Tetractinellidae. p. 444.

Die Art hat von O. SCHMIDT eigentlich nicht mehr als den bloßen Namen erhalten. Er erwähnt sie gelegentlich bei der Beschreibung der algerischen *P. monilifera* als aus dem rothen Meere stammend. Eine genauere Beschreibung liegt nicht vor und auch die Abbildungen der Hartgebilde würden nicht ausreichen, um die Artidentität mit den von mir untersuchten Stücken festzustellen. Dennoch kann kein Zweifel darüber bestehen, dass ich die SCHMIDT'schen Original Exemplare vor mir habe. An anderer Stelle heißt es nämlich, das Original stamme aus dem Berliner Museum und trage die Nummer 287. Eben diese Nummer trägt die Flasche, die mir aus demselben Museum vorliegt.

Die Stücke stammen jedoch nicht, wie SCHMIDT unrichtigerweise angiebt, von EHRENBURG, sondern von SIEMENS. Die gute Erhaltung der Weichtheile ermöglichte mir auch die Feststellung der anatomischen Verhältnisse.

SOLLAS hat die Art mit einigem Zögern zu *Calthropella* gezogen, die Skelettheile weisen jedoch auf eine echte *Pachastrella* hin.

Der Schwamm bildet etwas unregelmäßige, einige Millimeter dicke Platten, welche einige Centimeter breit sind.

Die Farbe (in Spiritus) ist schwarz.

Die Oberfläche ist unregelmäßig, an manchen Stellen gefurcht und überall fein granuliert. Oscula sind mir nicht zur Beobachtung gelangt.

Der Schwamm lässt drei ziemlich scharf geschiedene Zonen erkennen, nämlich eine sehr dünne Rinde, welche stark pigmentirt und 0,4—0,12 mm dick ist, darunter eine drei bis viermal so dicke, pigmentarme Lacunenzone und zu innerst eine mit Geißelkammern dicht erfüllte Markmasse.

Kanalsystem. Die sehr feinen Porenkanäle der Rinde führen in rundliche, subcorticale Räume, von welchen 0,02—0,03 mm weite Kanäle senkrecht ins Innere verlaufen und feine Äste an die Geißelkammern abgeben. Letztere sind kugelig und dicht gedrängt, ihr Durchmesser beträgt ziemlich gleichmäßig 0,023 mm.

Die Grundsubstanz des sie umgebenden Mesoderm ist granuliert. Die abführenden Kanäle sammeln sich in horizontal verlaufende Röhren von 0,4 mm Weite und sind im Ganzen senkrecht zu diesen gestellt.

Skelett. Die Kieselspicula sind zerstreut. Wir finden

1) Megasklere *Chelotrope* oder Fußangeln. Dieselben sind zahlreich im Schwammgewebe zerstreut und nur unter der Rinde regelmäßiger angeordnet, indem ein Strahl auch senkrecht zur Oberfläche gerichtet ist.

Die Länge der Strahlen beträgt 0,2 mm, die Dicke an der Basis 0,025 mm, doch bleiben viele auch unter dieser Größe. Viele sind, was schon SCHMIDT erwähnt, durch einen auffallend weiten Centralkanal ausgezeichnet.

2) *Amphioxe*. Sie sind 0,22 mm lang und 0,04 mm dick, plötzlich zugespitzt und nur wenig gebogen. Daneben giebt es noch andere, größere *Amphioxe* von 0,8—0,9 mm Länge und 0,023 mm Dicke, welche fein zugespitzt und zuweilen stark gebogen sind. Beide Formen sind sehr spärlich vorhanden.

3) *Mikrosklere*. Sie sind am zahlreichsten in der Rinde vorhanden, wo man vorwiegend bedornete oder höckerige Mikrorhabde von wech-



selnder Größe, meistens etwa 0,025 mm lang, findet. Sodann kommen Sterraster oder Sphaeraster von 0,005—0,01 mm Durchmesser vor.

Fundort: In der Nähe der Insel Perim in 28 Faden Tiefe (SIEMENS).

### B. Lithistidae.

#### XX. Familie. Tetracladidae Zittel.

Mit monaxonen und triaenen Nadelformen. Daneben ein zusammenhängendes Skelett verzweigter Nadeln mit knorrigen Enden — Desme. Dieselben sind Tetracrepisformen. Die Haut mit triaenen Nadelformen und zahlreichen Mikroskleren.

#### 46. Genus. Discodermia Barboza de Bocage.

Harte Schwämme mit zerstreuten Poren. Die zusammenhängenden Skelettkörper sind tetracrepide Desme mit glattem oder höckerigem Schaft. An der Oberfläche eine deutliche Schicht von Triaenen, deren drei Äste blattartig verbreitert sind — Phyllotriaene. Deren Kieselscheibe ist glattrandig, gelappt oder fein gezähnt. Die Mikrosklere sind glatte oder bedornete Stabnadeln. Das Kanalsystem ist wenig regelmäßig und nach dem dritten Typus (ob immer?) gebaut.

80. Species. *Discodermia stylifera* nov. sp. (Taf. XX, Fig. 58, 59 u. 60).

Die mir vorliegenden Stücke sind griffelförmig mit verjüngter und abgerundeter Spitze. Das größte Stück ist 5 cm hoch und  $1\frac{1}{2}$  cm dick.

Die Farbe ist (in Spiritus) an einem gut konservierten Stück intensiv dunkel purpurfarben.

Die Oberfläche ist leicht gewellt, bald fein granuliert, bald grobkörnig. Die Poren sind klein und zerstreut. Die Schwammsubstanz lässt mehr oder weniger deutlich drei Zonen unterscheiden. Erstens eine dünne Rindenzone, welche durch großen Reichthum an Pigmentzellen charakterisirt ist und eine zusammenhängende Lage von kurzgestielten, präsentirtellerförmigen Phyllotriaenen enthält, sowie eine dichte Lage feiner Stabnadeln. Darunter folgt eine Lakunenzzone von fein cavernösem Bau und wenig Pigment. Zu innerst und am umfangreichsten ist die Geißelkammerzone, wiederum pigmentreich und dicht mit tetracrepidien Desmen erfüllt.

Das Kanalsystem zeigt sehr kleine Einlassporen von etwa 0,05 mm Weite, welche in die geißelkammerfreie Lakunenzzone führen. An manchen Stellen finden sich hier auch linsenförmige Subdermalräume. Die Lakunen stehen mit gerundeten oder lappigen Hohlräumen in Verbindung, welche zwischen den Pfeilern der Tetracrepis liegen. Ähnliche Räume nehmen die dichtgedrängten, großen, in ihrer Gestalt

wechselnden, jedoch meist länglichen, bis schlauchförmigen Geißelkammern auf. Diese münden mit weiter Mündung direkt in die Räume und sind senkrecht zu denselben gestellt. Aus ihnen entspringen die abführenden Kanäle, welche unter spitzem Winkel in die engen Gastralkanäle verlaufen. Diese sind radial gelagert, zahlreich und verlaufen senkrecht zur Oberfläche.

In ihrer Wandung zeigen die Desme eine ziemlich regelmäßige Anordnung, indem ein Schenkel nach außen gerichtet ist.

Skelett. Dasselbe weist folgende Nadelformen auf:

1) *Tetracrepis* mit knorrigen Enden in glatten oder höckerigen Ästen. Sie bilden ein sehr festes, zusammenhängendes Stützskelett. Die Schichtung ihrer Kieselsubstanz ist sehr deutlich. Der Achsenkanal beginnt von einem gemeinsamen Centrum, reicht aber selten bis zum knorrigen Ende, sondern hört schon in der Mitte, ja im ersten Drittel der Äste plötzlich auf und ist an seinem blinden Ende abgerundet oder gar blasig aufgetrieben. Seine Weite beträgt 0,005 mm.

2) *Phyllotriaene*. Vielleicht wäre die von SOLLAS angewandte Bezeichnung *Discotriaene* noch zutreffender.

Sie bilden eine zusammenhängende Lage an der Oberfläche. Die Scheibe liegt ihr parallel, der kegelförmige Stiel sitzt im Schwammgewebe, wie der Nagel im Brett. Seine Länge ist durchschnittlich 0,075 mm, doch geht sie herunter auf 0,05 mm und steigt an bis zu 1,2 mm. Die Dicke des Stiels beträgt an der Basis 0,025 mm. Die Scheiben sind vielgestaltig. Ich finde kreisförmige, längliche oder schwachgelappte Formen vorwiegend, daneben kommen auch einzelne starkgelappte vor. Der Rand ist ganz oder fein gezähnt. Die Oberfläche ist vollkommen glatt. Dass hier tetraxone Kieselgebilde vorliegen, haben schon CARTER und O. SCHMIDT nachgewiesen, da vom Centrum aus, da, wo der Stiel angeheftet ist, drei kurze, am Ende oft blasig angeschwollene Achsenkanäle verlaufen. SOLLAS hat bei seiner *Discodermia discifurca* *Phyllotriaene* beschrieben, welche einen Übergang zu *Tetracrepis* bilden.

3) *Amphioxen* als Mikroskleren. Sie sind ausgeprägt spindelförmig, meist stark gebogen und mit glatter oder fein bedornter Oberfläche. Die Länge misst 0,04—0,05 mm bei einer Dicke von 0,004 mm.

Diese Form tritt in wetzsteinartigen, verkümmerten Nadeln mit glatter Oberfläche auf, welche nur 0,04—0,045 mm lang und 0,002 bis 0,0035 mm dick sind.

Besonders zahlreich sitzen sie in der Nähe der Oberfläche, spärlicher im Inneren.

Histologie. So vollständig die lebenden und fossilen Lithistiden

bekannt sind, so dürftig sind wir über ihre Histologie unterrichtet. Erst SOLLAS bringt einzelne Angaben.

Das Studium der Weichtheile stößt allerdings auf große Schwierigkeiten.

Ich kann SOLLAS bestätigen, dass der Weichkörper sich demjenigen der übrigen Schwämme in der Hauptsache anschließt. Das von ihm zuerst beobachtete Exoderm finde ich hier ebenfalls als ein zartes Plattenepithel mit deutlichen Grenzen. OSKAR SCHMIDT hat eine Cuticula erwähnt und ich kann diese Thatsache für diese neue Art bestätigen. Sie hebt sich an gefalteten Gewebsstücken als ein zartes, strukturloses Häutchen scharf vom Ektoderm ab.

Das Mesoderm ist gegen die Schwammoberfläche schwachfaserig und zeigt eine feinkörnige Grundsubstanz.

Die Fasern verlaufen parallel zur Oberfläche, mehr im Inneren des Schwammes fehlen die Fasern.

Die eingelagerten Zellen sind Spindelzellen von großer Zartheit, in der Umgebung der Poren cirkulär angeordnet.

Sodann relativ große Farbzellen, welche besonders dicht in der Rinde und in der Umgebung der Geißelkammern vorkommen. Sie erinnern auffallend an die Farbzellen von *Aplysilla*, ihr dunkelvioletter Farbstoff ist möglicherweise ursprünglich gelb gewesen.

Fundort: Rothes Meer bei den Dahlak-Inseln in einer Tiefe von 28 Faden (SIEMENS).

### Calcispongiae.

Die aus dem rothen Meere bekannten Kalkschwämme, im Ganzen sieben Arten, hat HAECKEL in seiner Monographie eingehend bearbeitet. Ich habe denselben keine neuen Formen hinzuzufügen und verweise daher mit Bezug auf die specielle Beschreibung auf die Monographie HAECKEL'S.

### XXI. Familie. Asconidae Haeckel.

Kalkschwämme ohne Geißelkammern. Gastralfläche mit Entoderm ausgekleidet, welches ausschließlich aus Kragenzellen besteht.

#### 47. Genus. *Ascetta* H.

Kalknadeln ausschließlich Triactine.

#### 81. Species. *Ascetta primordialis* H.

Specielle Beschreibung bei HAECKEL, System der Kalkschwämme, p. 48.

Ich fand diese Art häufig auf den Riffen von Suakin als kleine mundlose Stöcke (Auloplegmaform) und von rein schwefelgelber Farbe.



48. Genus. *Ascaltis* H.

Kalknadeln sind theils Triactine, theils Tetractine.

82. *Species. Ascaltis Darwinii* H.

Specielle Beschreibung bei HAECKEL, System der Kalkschwämme, p. 57—60.

Fundort: Rothes Meer (FRAUENFELD).

## XXII. Familie. Syconidae Haeckel.

Kalkschwämme mit Radialtuben, deren Auskleidung aus geißeltragenden Kragenzellen besteht, während der übrige Gastralraum mit Plattenzellen überzogen ist.

49. Genus *Sycetta* H.

Kalknadeln sind ausschließlich Triactine.

83. *Species. Sycetta stauridia* H.

Specielle Beschreibung bei HAECKEL, System der Kalkschwämme, p. 245—247.

Fundort: Perim (SIEMENS) und Djedda (MIKLUCHO).

50. Genus. *Sycandra* Haeckel.

Nadeln theils einfach, theils Triactine und Tetractine.

84. *Species. Sycandra raphanus* H.

Specielle Beschreibung bei HAECKEL, System der Kalkschwämme, p. 312—317.

Fundort: Rothes Meer (SIEMENS).

## XXIII. Familie. Leuconidae Haeckel.

Dickwandige Kalkschwämme mit verzweigten Kanälen und kugeligen Geißelkammern.

51. Genus. *Leucetta* Haeckel.

Kalknadeln ausschließlich Triactine.

85. *Species. Leucetta primigenia* H.

Specielle Beschreibung bei HAECKEL, System der Kalkschwämme, p. 118—123.

Fundort: Rothes Meer (SIEMENS, FRAUENFELD).

52. Genus. *Leucaltis* Haeckel.

Die Kalknadeln sind Triactine und Tetractine.

86. *Species. Leucaltis bathybia* H.

Specielle Beschreibung bei HAECKEL, System der Kalkschwämme, p. 156—158.

Von diesem im rothen Meere offenbar weitverbreiteten Kalkschwamm fand ich auf den Riffen von Suakin in der Brandungszone eine lipostome Kolonie von über 3 cm Breite. Die Farbe ist im Leben braungrau. Die großen Tetractine zeigen häufig verbogene Schenkel und nähern sich somit der Var. *perimia*. Ein anderes Exemplar, eine Einzelperson mit nacktem kleinem Osculum stammt von Suez und wurde mit anderen Schwämmen an einem Baggerschiff abgekratzt. Das Exemplar von Suez ist die Var. *arabica* H.

53. Genus. *Leucortis* Haeckel.

Einfache Kalknadeln und Triactine.

87. *Species. Leucortis pulvinar* H.

Specielle Beschreibung bei HAECKEL, System der Kalkschwämme, p. 162—166.

Fundort: Rothes Meer (FRAUENFELD, MIKLUCHO).

**Gesamtcharakter der Spongienfauna des rothen Meeres.**

Überblicken wir die bis heute bekannten Arten, so sind es im Ganzen 53 Genera mit 88 Species. Den im Vorstehenden aufgezählten 87 Arten habe ich nämlich noch *Euspongia vermiculata* Hyatt nachzutragen, welche sich in zwei Exemplaren in den Sammlungen des Berliner Museums vorfand.

Sie vertheilen sich auf die einzelnen Ordnungen wie folgt:

Keratosa:	44 Genera mit 49 Species.
Monactinellidae:	30 Genera mit 54 Species.
Tetractinellidae:	5 Genera mit 8 Species.
Calcispongiae:	7 Genera mit 7 Species.
Zusammen:	53 Genera mit 88 Species.

Weitaus am stärksten sind die monaxonen Kieselschwämme vertreten. Sie machen über 60% aller bisher zur Beobachtung gelangten Arten aus. Unter diesen dominiren die Chaliniden, doch sind auch die meisten übrigen Familien vertreten bis auf Clathrien und Esperien, von denen auffallenderweise bis jetzt kein einziger Repräsentant bekannt geworden ist. Die Renieriden haben die neue und eigenartige Gattung *Damiria* geliefert.

In zweiter Linie stehen die Hornschwämme mit etwa 22% der

Arten, rücksichtlich der Individuenzahl dürften sie jedoch in erster Linie aufzuführen sein, da die Hircinien, Carteriospongien und Heteromenen außerordentlich massenhaft auftreten.

Spärlich sind die Tetractinelliden vertreten, da sie bisher nur acht Species lieferten. Ihre Individuenzahl ist, wenigstens was die littorale Zone anbetrifft, gering.

Auffallenderweise hat die so weit verbreitete Gattung *Geodia* keinen einzigen Vertreter geliefert.

Eine ebenfalls schwache Vertretung, auch mit Rücksicht auf die Individuenzahl, zeigen die Kalkschwämme. Gar nicht bekannt sind bis jetzt *Hexactinellidae* aus dem rothen Meere. Da diese erst von der Hundertfadenlinie an auftreten, so mag dieses Fehlen damit in Zusammenhang stehen, dass systematische Tiefseeuntersuchungen bisher nicht vorgenommen worden sind.

Ausreichende Tiefen sind vorhanden, da die Mulde, welche das erythräische Gebiet umfasst, im Durchschnitt 600—700 Faden tief ist.

Andererseits besteht auch die Möglichkeit, dass der Einwanderung der Tiefsee-*Hexactinelliden* vom indischen Ocean her natürliche Schwierigkeiten entgegenstanden. Die Entstehung des rothen Meeres fällt in die Tertiärzeit. Nach den Darstellungen von E. Stess erfolgte sie als eine großartige Grabenversenkung in der ausgedehnten Wüstentafel, deren flachgelagerte, nur wenig dislocirten eocaenen Schichten sich von Kairo über Suez bis nach Arabien hin verfolgen lassen.

Dieser erythräische Graben ist im Süden nur wenig tief. Den englischen Seekarten entnehme ich, dass bei Bab el Mandeb der Meeresgrund schon mit sieben Faden erreicht wird und mehr im Norden zwischen der italienischen Besitzung Assab und der arabischen Küste bei Mokka eine durchschnittliche Tiefe von 15—20 Faden vorkommt, die Maximaltiefe dort überhaupt nur 25 Faden beträgt.

Allerdings war früher der Meeresspiegel höher, und es hat schon seit langer Zeit eine negative Strandverschiebung stattgefunden, die bekanntlich gegenwärtig noch fort dauert. Alte Strandlinien finden sich noch in einer Höhe von 120—150 Fuß. Allein dies bringt die ursprüngliche Tiefe im Süden nur auf die Fünzfadenlinie, bei welcher wohl die Lithistiden, die im erythräischen Gebiet ebenfalls vertreten sind, einzuwandern vermochten, für die *Hexactinelliden* aber das vielleicht immer noch nicht genügte.

Ob diese submarine Barrière im Süden stets vorhanden war, ob die Tiefsee des erythräischen Gebietes *Hexactinelliden* besitzt oder nicht, muss die zukünftige Forschung entscheiden.



### Beziehungen der erythräischen Spongienfauna zum ostafrikanischen Meeresgebiet.

Die räumlichen Beziehungen lassen eine engere Verwandtschaft der Spongien des rothen Meeres zu dem ostafrikanischen Küstengebiete, beziehungsweise zum westlichen Theil des offenen indischen Oceans vermuthen, und es ist daher nicht ohne Interesse, die gemeinsamen Arten festzustellen. Leider ist gerade dieser Meerestheil von der an Resultaten so reichen Expedition des »Challenger« unberührt geblieben und sind wir noch weit davon entfernt, einen vollständigen Einblick in die Fauna der ostafrikanischen Gewässer zu besitzen. Indessen fehlt es nicht an Vorarbeiten. Einige Punkte der festländischen Küste, dann die seit langer Zeit kolonisirten Inselgebiete, wie die Seychellen und Mauritius liegen an großen überseeischen Verkehrsrouten und haben verschiedentlich Material geliefert. Professor E. WRIGHT hat von den Seychellen die weitverbreitete *Tethya* (Alemo) seychellensis beschrieben<sup>1</sup> und daselbst auch zwei Hexactinelliden erhalten, nämlich *Euplectella cucumer* Ow. und *Farrea occa* Bow. Bezüglich der ersteren Form war der Bearbeiter der Challenger-Hexactinelliden F. E. SCHULZE in der Lage<sup>2</sup>, das Original aus dem Britischen Museum zu untersuchen und zweifelt nicht an der Selbständigkeit dieser Art. Wie der gleiche Autor berichtet, stammt eine dritte, von der Expedition der »Astrolabe« mitgebrachte Hexactinellide (*Habrodictyum*) ursprünglich von der Insel Réunion. Von Hornspongien hat sodann A. HYATT im Jahre 1877 eine Reihe von Arten beschrieben<sup>3</sup>, welche theils an der ostafrikanischen Küste, theils bei Mauritius und Madagascar gefunden wurden. Im gleichen Jahre veröffentlichte O. SCHUFFNER eine Arbeit über ostafrikanische Kalkschwämme, welche MÖBIUS auf den Riffen von Mauritius gesammelt hatte<sup>4</sup>. Später machte CARTER über ein halbes Dutzend Spongienspecies von Mauritius bekannt<sup>5</sup>, aber weitaus am ergiebigsten war die Expedition des »Alert« während der Jahre 1878—1882. Sie hat gleichsam ergänzt, was die Challenger-Expedition unterließ und namentlich die schwer zugängliche Fauna der kleinen Seychelleninseln und Amiranten genauer verfolgt. Die größte Zahl der bisher bekannt gewordenen

<sup>1</sup> E. P. WRIGHT, Proc. R. Irish Academy. XXVIII. p. 43.

<sup>2</sup> F. E. SCHULZE, Challenger Reports, Hexactinellidae. 1887.

<sup>3</sup> A. HYATT, Revision of the North American Poriferae. Mem. Bost. Soc. of Nat. Hist. 1877.

<sup>4</sup> OSCAR SCHUFFNER, Beschreibung einiger neuer Kalkschwämme. Jenaische Zeitschr. Bd. XI. 1877.

<sup>5</sup> H. J. CARTER, Contributions of the Knowledge of the Spongiida. Ann. and Mag. Nat. Hist. 1879 und ebenda, Vol. XII, 1883.

ostafrikanischen Spongien verdanken wir dieser Expedition. Sie sind von STUART O. RIDLEY bearbeitet<sup>1</sup>.

Ich gebe im Nachfolgenden eine Zusammenstellung der ostafrikanischen Spongienfauna, welche gegen 400 Arten umfasst. Hierbei ist Südafrika unberücksichtigt geblieben.

### Fauna der ostafrikanischen Meeresgebiete.

#### I. Keratosa.

Arten	Fundort	Autor
<i>Euspongia vermiculata</i>	Zanzibar	HYATT.
<i>Euspongia lapidescens</i>	Mauritius	HYATT.
<i>Hippospongia equina</i>	Mauritius	HYATT.
<i>Hippospongia intestinalis</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Cacospongia cavernosa</i>	Seychellen	RIDLEY.
<i>Spongelia enormis</i>	Mauritius	HYATT.
<i>Spongelia spinosa</i>	Mauritius	HYATT.
<i>Dysidea fragilis</i>	Zanzibar	HYATT.
<i>Dysidea conica</i>	Gloriosa	RIDLEY.
<i>Dysidea gumminea</i>	Mozambique	RIDLEY.
<i>Oligoceras conulosum</i>	Gloriosa	RIDLEY.
<i>Hircinia fusca</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Hircinia byssoides</i>	Seychellen	RIDLEY.
<i>Stelospongos friabilis</i>	Zanzibar	HYATT.
<i>Stelospongos Pikei</i>	Mauritius	HYATT.
<i>Stelospongos intertextus</i>	Mauritius	HYATT.
<i>Ceratella labyrinthica</i>	Mauritius	HYATT.
<i>Carteriospongia otahitica</i>	Zanzibar u. Seychellen	HYATT, RIDLEY.
<i>Carteriospongia radiata</i>	Zanzibar, Madagascar	HYATT, KELLER.
<i>Carteriospongia madagascariensis</i>	Madagascar	HYATT.
<i>Carteriospongia Mantelli</i>	Mozambique	RIDLEY.
<i>Carteriospongia pennatula</i>	Mauritius	CARTER.
<i>Phyllospongia papyracea</i>	Mozambique	RIDLEY.
<i>Aplysina fusca</i>	Seychellen	RIDLEY.
<i>Aplysina Pallasii</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Janthella flabelliformis</i>	Providence	RIDLEY.

#### II. Monactinellidae.

<i>Chalina elongata</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Siphonochalina intermedia</i>	Nossi Be	KELLER.
<i>Acervochalina finitima</i>	Seychellen	RIDLEY.

<sup>1</sup> S. O. RIDLEY, Report on the zool. Coll. of H. M. S. »Alert«. Spongia. 1884.

Arten	Fundort	Autor
<i>Raphidhistia spectabilis</i>	Mauritius	CARTER.
<i>Dictycylindrus Pykii</i>	Mauritius	CARTER.
<i>Halichondria incrustans</i>	Mauritius	CARTER.
<i>Reniera indistincta</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Reniera rosea</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Reniera camerata</i>	Seychellen	RIDLEY.
<i>Reniera cribriformis</i>	Seychellen	RIDLEY.
<i>Reniera crateriformis</i>	Providence	RIDLEY.
<i>Tedania digitata</i>	Mozambique, Amirant.	RIDLEY.
<i>Rhizochalina pellucida</i>	Providence	RIDLEY.
<i>Desmacidon rimosa</i>	Mozambique	RIDLEY.
<i>Jotrochota purpurea</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Jotrochota baculifera</i>	Providence	RIDLEY.
<i>Esperia gelatinosa</i>	Providence	RIDLEY.
<i>Clathria frondifera</i>	Seychellen	RIDLEY.
<i>Clathria decumbens</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Clathria maeandrina</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Acarnus ternatus</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Ectyon mauritianus</i>	Mauritius	CARTER.
<i>Echinonema gracilis</i>	Providence	RIDLEY.
<i>Axinella spiculifera</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Axinella proliferans</i>	Providence	RIDLEY.
<i>Leucophloeus proteus</i>	Providence	RIDLEY.
<i>Leucophloeus fenestratus</i>	Providence	RIDLEY.
<i>Terpios viridis</i> var. <i>Hyatti</i> .	Madagascar	KELLER.
<i>Vioa Schmidtii</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Spirastrella transitoria</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Spirastrella punctulata</i>	Mozambique	RIDLEY.
<i>Tethya seychellensis</i> (Cliftoni)	Seychellen	WRIGHT.
<i>Chondrilla sacciformis</i>	Mauritius	CARTER.
<i>Chondrilla nucula</i>	Mauritius	CARTER.
<i>Chondrilla phyllodes</i>	Mauritius	CARTER.
<i>Chondrilla mixta</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Chondrosia Wallichii</i>	Seychellen	CARTER.

## III. Tetractinellidae.

<i>Tetilla dactyloidea</i>	Gloriosa	RIDLEY.
<i>Tetilla Ridleyi</i>	Gloriosa	SOLLAS.
<i>Cinachyra Schulzei</i>	Madagascar	KELLER.
<i>Erylus cylindrigerus</i>	Providence	RIDLEY.



Arten	Fundort	Author
<i>Stelletta acervus</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Pilochrota purpurea</i>	Providence	RIDLEY.
<i>Rhachella complicata</i>	Seychellen	CARTER.
<i>Samus anonymus</i>	Seychellen	CARTER.

## IV. Hexactinellidae.

<i>Euplectella cucumer</i>	Seychellen	OWEN.
<i>Farrea occa</i>	Seychellen	BOWERBANK.
<i>Habrodictyum speciosum</i>	Reunion	VALENCIENNES.

## V. Calcispongiae.

<i>Ascaltis compacta</i>	Mauritius	SCHUFFNER.
<i>Leucandra echinata</i>	Mauritius	SCHUFFNER.
<i>Leucandra clavaeformis</i>	Mauritius	SCHUFFNER.
<i>Leucandra falcigera</i>	Mauritius	SCHUFFNER.
<i>Leucetta primigenia</i>	Seychellen	RIDLEY.
<i>Leucaltis bathybia</i>	Amiranten	RIDLEY.
<i>Leucortis anguinea</i>	Providence	RIDLEY.
<i>Sycortis sycilloides</i>	Mauritius	SCHUFFNER.
<i>Sycandra tabulata</i>	Mauritius	SCHUFFNER.

Diese Zusammenstellung ergibt auch für die ostafrikanischen Gebiete des offenen indischen Oceans ein Überwiegen der Hornschwämme und monaxonen Kieselschwämme, dagegen ein auffallendes Zurücktreten der Tetractinelliden, wie dies auch im rothen Meere der Fall ist.

Das Gesamtgepräge beider Faunen lässt auch mit Bezug auf die Vertheilung der Genera verwandte Züge und einen deutlichen Parallelismus erkennen, ergibt aber immerhin hinsichtlich der Arten eine starke Specialisirung der Formen des rothen Meeres.

Stellen wir die beiden Faunengebieten gemeinsamen Arten zusammen, so ergibt sich nur eine mäßige Zahl. Es sind folgende Arten:

*Cacospongia cavernosa*,  
*Euspongia vermiculata*,  
*Carteriospongia radiata*,  
*Carteriospongia otahitica*,  
*Siphonochalina intermedia*,  
*Terpios viridis*,  
*Tethya seychellensis*,  
*Chondrilla nucula*,  
*Chondrilla mixta*,  
*Tetilla dactyloidea*,

*Cinachyra* Schulzei,  
*Leucetta* primigenia,  
*Leucaltis* bathybia.

Bei näherer Betrachtung sind dies durchschnittlich Arten, welche entweder Kosmopoliten sind, oder doch fast über das ganze Gebiet des indischen Oceans zerstreut sind. Beispielsweise finden sich *Phyllosiphonia intermedia*, *Tethya seychellensis* und *Leucaltis bathybia* auch in den australischen Meeren, die Gattung *Cinachyra* ist vom rothen Meer bis zu der sehr entfernten Kerguelenprovinz vertreten.

### Beziehungen zu den Meeresgebieten Indiens und Australiens.

Nachdem unsere Kenntnis über diese Meeresgebiete lange Zeit sehr fragmentarisch geblieben sind, haben wir im vergangenen Decennium etwas bessere Einblicke erhalten und kennen zur Zeit namentlich die australischen Spongien vollständiger.

CARTER und BOWERBANK machten eine Reihe von Arten namhaft; HAECKEL's Monographie der Kalkschwämme bereicherte die Wissenschaft um zahlreiche Arten, eben so die Challengerexpedition. Die Expedition des »Alert«, deren Ergebnisse RIDLEY veröffentlichte und vorab die monographischen Arbeiten LENDENFELD's vervollständigten die australische Fauna in erfreulicher Weise. In jüngster Zeit gab DENDY neue Beiträge zur indischen Fauna.

Sehen wir ab von den kosmopolitischen Formen, so reichen von erythräischen Arten beispielsweise *Carteriospongia radiata*, *C. otahitica*, *Placospongia melobesioides*, *Tethya seychellensis*, *Ascartis Darwinii*, *Leucortis pulvinar* bis in die Meere von Südasien hinein, noch zahlreicher sind die Beziehungen zur australischen Fauna, was aber wohl damit zusammenhängt, dass diese am besten untersucht ist. Mit den australischen Meeren hat das rothe Meer *Carteriospongia radiata*, *C. perforata*, *Phyllosiphonia intermedia*, *Ph. pumila*, *Dactylochalina arenosa*, *Ceraochalina pergamentacea*, *Reniera scyphonoides*, *Placospongia melobesioides*, *Tethya seychellensis*, *Spirastrella decumbens*, *Leucortis pulvinar* und *Leucaltis bathybia* gemeinsam. Außerdem sind die bisher nur in Australien gefundenen Gattungen *Halme* und *Antherochalina* auch im rothen Meere vertreten, und zwar in Arten, welche den australischen sehr nahe stehen.

### Beziehungen zur Mittelmeerfauna und der Einfluss des Suezkanales.

Nur eine geringe Zahl von Arten des Mittelmeeres finden sich auch im rothen Meere, ein Beweis, dass ein Faunenaustausch beider Meere in neuerer geologischer Zeit nicht in fühlbarer Weise stattgefunden hat.

Die gemeinsamen Arten sind *Cacospongia cavernosa*, *Euspongia officinalis*, *Chondrilla nucula*, *Ascetta primordialis*, *Leucetta primigenia* und *Sycandra raphanus* — Species, welche sich fast in allen Meeren vorfinden und daher als echte Kosmopoliten zu betrachten sind. Aber das Gesamtgepräge beider Faunen ist ein grundverschiedenes.

Ich habe schon in meiner früheren Arbeit über die Fauna des Suezkanales darauf hingewiesen, dass die Verbindung beider Meere durch den heutigen Suezkanal die Sachlage nicht so rasch verändern wird, indem der Diffusion beider Faunen noch sehr erhebliche Hindernisse entgegenstehen. Es ist indessen nicht undenkbar, dass dieselben durch die stattfindende Vergrößerung des Kanales vermindert werden, und namentlich die passive Verbreitung der Arten in den nächsten Decennien begünstigt wird. Wie mich eine Sendung aus Suez lehrt, bedecken sich die dort stationirten Schiffe ziemlich rasch mit einer reichen Spongienfauna, und eine genaue Nachforschung dürfte ergeben, dass schon jetzt erythräische Arten nach Port Said verschleppt wurden.

Thatsächlich kennen wir aber nur zwei in Migration begriffene Arten, nämlich *Amorphina isthmica* und *Lessepsia violacea*. Beide hatten schon 1882 die Mitte des Isthmuskanales erreicht und fanden sich im Timsahsee neben einander. Die erstere Art stammt vermuthlich aus dem Mittelmeer, die zweite dagegen sicher aus dem rothen Meere. Aber eine zweite Untersuchung im Jahre 1886 hatte mich belehrt, dass eine von MARTENS ausgesprochene Annahme richtig ist und ein gewisser Stillstand in der Migration eingetreten ist. Es ist auffallend, dass die im südlichen Kanalstück so üppig wuchernde *Lessepsia* nicht über den Timsahsee hinauszukommen vermag, und dieselbe Erscheinung zeigt sich bei einer festsitzenden Meduse, *Cassiopea andromeda*, welche sich im Süden an manchen Stellen zu Hunderten angesiedelt hat, aber nicht vorzudringen vermag. Die Ursache dieser Erscheinung ist zweifellos darin zu suchen, dass dem raschen Vorrücken die Nord-Südströmung des nördlichen Kanalstückes entgegen steht.

### Vertikale Verbreitung.

Hier ist zunächst auf den Mangel systematischer Untersuchungen in größeren Tiefen hinzuweisen, so dass unsere jetzigen Kenntnisse sich fast ausschließlich auf das Littoralgebiet beschränken. Aus der eigentlichen Tiefsee kennen wir nur eine einzige Species, *Leucaltis bathybia* var. *perimia*, welche den Angaben von HAECKEL zufolge an dem aufgenommenen Suakin-Aden-Kabel in einer Tiefe von 342 Faden aufgefischt wurde.

Die auf größere Tiefen angewiesenen Lithistiden haben bisher



einen einzigen Vertreter in der Tiefe von 168 Fuß oder 28 Faden geliefert. Es ist dies *Discodermia stylifera*.

Eine Anzahl Arten, welche auf den Korallenabhang angewiesen sind, beginnen erst in den Tiefen von 15—20 Faden aufzutreten. Die häufigsten Charakterformen dieser Region sind *Latrunculia magnifica*, *Ceraochalina gibbosa*, *Ceraochalina ochracea*, *Acanthella aurantiaca*; letztere Art reicht am Korallenabhang noch höher hinauf, findet sich dann aber gewöhnlich in den Ritzen und Höhlen der Riffe.

Weitaus am ergiebigsten sind die tieferen Korallentümpel der Riffe, welche durch das Wuchern von *Stylophora* am passendsten als *Stylophorazone* bezeichnet werden. Hier lebt die Hauptmasse der Hornschwämme und der monaxonen Kieselschwämme. An Individuenreichtum treten hier besonders hervor: *Hircinia echinata*, *Euspongia officinalis*, *Carteriospongia radiata*, *Heteronema erecta* und *Acanthella flabelliformis*. letztere Arten zuweilen in erstaunlicher Menge.

Spärlicher ist die Seegraszone oder innere Uferzone bevölkert, als häufigste Charakterformen sind hier *Spongelia herbacea*, *Ceraochalina densa* und *Suberites clavatus* anzuführen. Einige Arten scheinen ruhige Buchten mit mäßig tiefem Wasser zu bevorzugen, so ist in solchen *Carteriospongia radiata* in ganz unglaublichen Mengen vorhanden, die *Chondrilla globulifera* habe ich ebenfalls nur in diesen Gebieten häufig angetroffen.

### **Einfluss der vertikalen Verbreitung auf die mechanische Konstruktion des Spongienkörpers.**

Die verschiedenen Zonen der vertikalen Verbreitung bieten hinsichtlich der mechanischen Beanspruchung des Spongienkörpers sehr weitgehende Differenzen dar und führen zu eigenthümlichen Anpassungserscheinungen, welche bisher kaum hinreichend gewürdigt worden sind. Die auftretenden Einrichtungen lassen uns in vielen Einzelfällen recht klar erkennen, wie sehr gerade bei Spongien die äußere Form von mechanisch wirkenden Faktoren abhängig ist.

Alle Spongien sind, wenn wir von ihren freilebenden Larvenstadien absehen, festsitzende Organismen. Dieser Umstand hat nach zwei Richtungen hin seine Konsequenzen. Zunächst wird der Nahrungserwerb eingeschränkt — ein Mangel, welcher durch kompensatorische Einrichtungen so gut wie möglich ausgeglichen werden muss. Sodann sind für den festigenden Mechanismus bestimmte Normen vorgezeichnet, welche durchaus verschieden von denjenigen freilebender Formen sind.

Man hat in der jüngsten Zeit mehrfach den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf thierische Organismen zu verfolgen gesucht,

und am eingehendsten ist derselbe wohl von A. LANG gewürdigt worden<sup>1</sup>.

Die festsitzenden Formen sind aus freilebenden hervorgegangen, und es treten in den verschiedensten thierischen Abtheilungen bei diesem Übergange gesetzmäßig gewisse anatomische Umänderungen auf, welche nur Folge der neuen Bedingungen im Kampf ums Dasein sein können.

Diese Umänderungen beeinflussen die verschiedensten Organsysteme. Mit dem Aufgeben der aktiven Ortsbewegungen werden zunächst die Lokomotionsorgane unnütz und zeigen eine Tendenz zur Verkümmern, wenn sie nicht in den Dienst anderer Funktionen treten; Sinnesorgane und Nervensystem werden reducirt; es bilden sich specielle Einrichtungen, namentlich Sammelapparate im Dienste des Nahrungserwerbes aus, Stielbildungen und Röhrenbildungen werden verbreitet, selbst die Fortpflanzungseinrichtungen werden stark beeinflusst.

Die bisherigen Untersuchungen richteten ihr Augenmerk vorwiegend auf die anatomischen Konsequenzen, welche der Übergang von der freilebenden zur sessilen Lebensweise mit sich führt, sowie auf die eigenartigen Neubildungen, welche sich in den verschiedenen Abtheilungen wiederholt und unabhängig entwickelt haben und eine große Zahl von Analogien erkennen lassen.

Für die Lehre von der thierischen Anpassung bieten gerade die sessilen Formen eine reiche Fundgrube von Thatsachen.

Wenden wir die bisher aufgestellten Principien auf die Spongienklasse an, so fehlt uns zunächst der Maßstab zum Vergleich mit freilebenden Formen, da wir keinen einzigen ausgebildeten Schwamm mit freier Lebensweise kennen. Welche Umformungen in der Organisation, darüber erhalten wir unzureichende Aufschlüsse, weil die aktive Lokomotion sehr früh aufgegeben wurde; wir sind daher auf die Spekulation angewiesen.

Dennoch ist naheliegend, dass die eigenthümliche und hohe Ausbildung des Kanalsystems, welches im Dienste der Ernährung steht, eine nothwendige Folge der sessilen Lebensweise ist. Da der Nahrungserwerb eingeschränkt ist, so sind die Hautporen, die Eingangsportn für die Nährpartikel, über eine möglichst große Oberfläche zerstreut, dieselben gestatten überall den Eintritt der Nahrung, und diese Einrichtung ist um so zweckmäßiger, als Fangeinrichtungen im Allge-

<sup>1</sup> ARNOLD LANG, Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere. Jena 1888.

meinen fehlen. Sie kommen nur ausnahmsweise da vor, wo im Verhältnis zur Masse eine geringe Oberflächenentwicklung vorhanden ist, wie bei den kugeligen Formen der Gattungen *Cinachyra* und *Stelletta*. Hier sind es die über die Haut vorstehenden Anker und *Protriaene*, an welchen die Nahrung haften bleibt.

Als eine weitere Anpassung betrachte ich das Auftreten zahlreicher Geißelkammern, welche in die Nähe der Oberfläche gerückt werden, während die centralen Höhlen und Kanäle einen einfachen Belag von Plattenzellen erhalten. Nachdem die Ernährungsphysiologie der Spongien so lange den Gegenstand der Kontroverse bildete, dürfte es nach den kürzlich veröffentlichten Versuchen von LENDENFELD nunmehr feststehen, dass die Geißelkammern die Stätten für die Nahrungsaufnahme und Verdauung darstellen, und es kann für die Kräfteökonomie im Organismus nur von Vortheil sein, wenn die assimilirenden Organe möglichst nahe und möglichst zahlreich an die Zufuhrkanäle gerückt sind.

Die Bewegungen sind auf ein Minimum reducirt — eine echte Muskulatur fehlt daher, und für den Verschluss der Hautporen, der Sphinctermembranen und der Chonae reichen kontraktile Faserzellen des Mesoderms aus.

Hinsichtlich des Nervensystems muss ich mich skeptisch verhalten, obschon neuere Angaben dessen Existenz aufrecht zu erhalten suchen. Schon bei den höher stehenden Nesselthieren oder *Cnidaria* sehen wir bei den festsitzenden Anthozoen nicht den Grad histologischer Sonderung des Nervensystems erreichen, wie bei den beweglichen Medusen. Bei den Spongien müsste — die einstige Existenz nervöser Organe vorausgesetzt — eine bedeutende Reduktion eingetreten sein.

Da die Spongien sich jedoch sehr früh von den übrigen Cölenteraten, mit denen sie nur an der Wurzel zusammenhängen, abgezweigt haben müssen, so erscheint es fraglich, ob es vor dem Übergang zur sessilen Lebensweise je zu einer Sonderung von Nervengewebe kam.

Das Zurücktreten der animalen Funktionen lässt also das Ernährungsprincip in erster Linie bestimmend auf die für den sessilen Organismus zweckmäßigen Einrichtungen einwirken.

Dasselbe ist jedoch nicht allein maßgebend, und in zahlreichen Fällen erkennen wir deutlicher als in irgend einer anderen thierischen Abtheilung, dass das mechanische Princip eine eben so große Rolle spielt und die festigenden Einrichtungen eben so sehr die organische Form beherrschen.

Zahlreicher als irgendwo begegnen uns Erscheinungen, wo die Organisation und die Gesamtform einen möglichst günstigen Kompromiss darstellen den das Ernäh-



rungsprincip und das Festigkeitsprincip mit einander eingehen.

Im Hinblick auf die Hydroiden, Anthozoen und Bryozoen mit fest-sitzender Lebensweise sollte man auch bei den Spongien eine gewisse Einförmigkeit hinsichtlich der mechanischen Einrichtungen erwarten, aber thatsächlich ist das Gegentheil der Fall. Der festigende Mechanismus ist nicht nur innerhalb der größeren Gruppen, sondern sogar bei einer und derselben Familie (beispielsweise bei den Benieriden) sehr verschiedenartig.

Nicht nur das Material, das beim Aufbau des Skelettes verwendet wird, zeigt gegenüber der mechanischen Beanspruchung ein verschiedenes Verhalten (Kieselsubstanz, Kalk, Spongin), sondern auch seine Anordnung und Verwendung zeigt eine bewundernswerthe Zweckmäßigkeit.

Wo das verwendete Skelettmaterial nicht ausreicht, wird der Turgor der Gewebe mit ihm kombinirt (Tethya, Tuberella, Cinachyra) oder dieser für sich allein als festigende Einrichtung verwendet (skelettlose Schwämme).

Diese außerordentliche Anpassungsfähigkeit des Skelettes bedingt die Verbreitung der Organismen in allen Breiten und in allen Tiefen.

Am gleichförmigsten ist wohl die mechanische Beanspruchung in großen Tiefen, in der abyssalen Region. Die Druckunterschiede sind verschwindend klein, so weit sie von oben wirken. Die Bewegungen des Mediums sind wenig ausgiebig und beschränken sich, wo sie vorkommen, auf mäßig starke Wasserströmungen. Die Biegungsfestigkeit braucht daher nicht groß zu sein, dagegen ist in gewissen Regionen eine bedeutende Tragfestigkeit schon desswegen erforderlich, weil die Oberfläche durch herabfallende Schlamm Massen belastet werden kann.

In mäßigen Tiefen bestehen noch fühlbare Druckdifferenzen, wo die Oberfläche von starken Wellen bewegt wird.

In den meisten Fällen mögen diese durch das Kanalwerk, welches den Spongienkörper durchzieht, einen sofortigen Ausgleich erfahren. In anderen Fällen ist das Kanalwerk so eng, dass dieser Ausgleich nicht unmittelbar stattfindet, dann wird die Tragfähigkeit durch eine sehr feste Konstruktion der Skeletttheile erhöht (Lithistiden), oder es bestehen anderweitige kompensatorische Einrichtungen, unter welchen der Turgor der Gewebe nicht die letzte Stelle einnimmt.

Weitaus am stärksten ist die mechanische Beanspruchung in der littoralen Zone. Das zum Aufbau des Skelettes verwendete Material ist oft einer ununterbrochenen Zug- und Druckwirkung ausgesetzt, und an die Tragfestigkeit und Biegungsfestigkeit werden relativ sehr hohe

Anforderungen gestellt, um bei den starken Wasserbewegungen dem Zerreißen, Zerbrechen oder Zerdrücken genügenden Widerstand entgegenzusetzen zu können.

Die speciellen Einrichtungen, welche bei den strandbewohnenden Schwämmen auftreten, erinnern in überraschender Weise an das mechanische Princip, welches die Untersuchungen von SCHWENDENER<sup>1</sup> für die monocotyledonen Pflanzen enthüllt haben.

Analoge Wirkungen haben analoge Anpassungserscheinungen zur Folge gehabt, und gerade hinsichtlich der mechanischen Principien im Aufbau des Organismus erscheinen die Spongien wirklich als »Pflanzen-thiere«!

Wir wissen heute, dass die littoralen Gebiete der wärmeren Meere einen Hauptbildungsherd der Chalineen und Hornschwämme bilden, während die tetraxonen Spongien stark zurücktreten. Besonders ergiebig sind die Riffgebiete der Tropen. Unter dem Einfluss der Passate herrscht das ganze Jahr eine starke Wasserbewegung, das regelmäßige Spiel der Wogen setzt die Strandbewohner einer ewig wechselnden Druck- und Zugspannung aus, dennoch sehen wir einzelne Arten sogar in die stärkste Brandung vordringen (*Reniera elastica*, *R. scyphonoïdes*). Während hier die Korallen sich durch ihre äußerst feste, massige Konstruktion schützen, sehen wir die Spongien durch eine außergewöhnliche Elasticität und Biegeugsfestigkeit ausgezeichnet, ähnlich wie es die Palmen und Bambuse sind, um der biegenden Einwirkung der Passate nachzugeben.

Die Druckschwankungen, bei Luftbewohnern nie sehr bedeutend, zeigen in der Strandregion der Oceane die größten Differenzen.

Ist eine Woge 5—10 m hoch, so nimmt der Oberflächendruck sofort um eine halbe oder ganze Atmosphäre zu. Da es aber Wellen von 20 m Höhe giebt, so kann die Zunahme zwei Atmosphären betragen.

Das Kanalwerk wird auch hier in vielen Fällen einen Ausgleich der Druckunterschiede ermöglichen, es giebt aber auch Fälle, wo dies nicht der Fall ist und anderweitige Einrichtungen für genügende Festigkeit sorgen.

Ich will den Gegenstand mehr im Allgemeinen berühren, statt denselben im Einzelnen erschöpfend behandeln. Da man bisher in der Spongiologie gewöhnlich an demselben vorüber ging, so mögen doch wenigstens einige Fälle hervorgehoben werden.

<sup>1</sup> S. SCHWENDENER, Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. 1874.

### 1. Hexactinellidae.

Nach unseren bisherigen Erfahrungen treten sie erst von der Hundertfadenlinie an auf und sind somit echte Tiefseebewohner. Ihre Umgebung ist eine relativ ruhige. Als festigendes Material reicht Kieselsubstanz aus. Längere Kieselnadeln, wie sie beispielsweise bei *Hyalonema* vorkommen, sind hinreichend biegungsfest und elastisch, um den seitlichen Druck auszuhalten, den untermeerische Strömungen ausüben. Im Ganzen sind die Formen zart und brüchig, wie dies auch bei Tiefseekorallen der Fall ist. Die Biegungsfestigkeit ist gering, die Tragfestigkeit ist eine nicht unbeträchtliche. Fassen wir beispielsweise *Euplectella* ins Auge, so ist die ganze Konstruktion für den Schwamm möglichst günstig, um ihn einerseits tragfest zu machen, andererseits eine große Oberfläche zu gewinnen, da er einen dünnwandigen cylindrischen »Träger« darstellt.

Dieser Cylinder verträgt eine viel größere Belastung, als wenn die gleiche Substanzmasse einen soliden Stab bilden würde.

Nehmen wir an, eine *Euplectella* lebe in 400 Faden Tiefe, so sind die Druckschwankungen bereits gering. Eine Welle von 20 m oder 40 Faden Höhe bedingt in dieser Tiefe nur eine Druckzunahme von 40<sup>0</sup>/. Das Kanalwerk ist so hoch ausgebildet, dass ein Ausgleich im Inneren möglich ist. Die große Tragfestigkeit muss daher einen anderen Grund haben.

Nehmen wir die Zusammenstellungen in dem großen Hexactinellidenwerk von F. E. SCHULZE zur Hand, so kann uns die Ursache nicht räthselhaft erscheinen. Der Untergrund, auf welchem diese Schwammformen leben, ist vorwiegend Globigerinenschlamm, Pteropodenschlamm, Radiolarien- und Diatomeenooze. Die kontinuierlich herabfallenden Überreste der oberen Wasserschichten belasten den Schwamm. Ich kann dies an einem mir zugekommenen *Spiritus*exemplar nur bestätigen. Dasselbe ist stark mit braunem Schlamm bedeckt und wurde bei den Philippinen gefischt.

Das feine Gitter, das am oberen Ende den weiten Gastralraum überwölbt, ist offenbar dazu bestimmt, den Schlamm aufzufangen, damit er nicht das Innere ausfüllt. Einzelne Schlammpartikel werden doch ins Innere gelangen. Ist es da nicht wohl die Aufgabe der Kruster, die so konstant als Kommensalen das Innere der *Euplectella* bewohnen (*Aega spongiophila*, *Palaemon*), diese Schlammmassen herauszuräumen?

### *Tetractinellidae.*

Wir kennen gegenwärtig aus dieser Gruppe etwa 300 Arten, welche sich auf die beiden Unterordnungen der *Lithistidae* und *Choristidae*



vertheilen. Die ersteren sind bisher nicht über die Tausendfadenlinie hinab angetroffen worden. Von den 62 bekannten Species finden sich nur neun in den Tiefen von 0—50 Faden. Die Hauptmasse derselben mit 36 Arten lebt in den Tiefen von 50—200 Faden, von da an nehmen sie wieder ab, da nur 47 Species zwischen 200—1000 Faden vorkommen.

Die Choristiden nehmen nach der Tiefe zu rasch ab, sie erreichen das Maximum der Artenzahl (88) in den Regionen zwischen 0—50 Faden.

Der festigende Mechanismus befolgt andere Regeln als die Hexactinelliden. Die Lithistiden genügen den Druck- und Zugdifferenzen durch eine sehr feste Verbindung ihrer tetraxonen Kieselnadeln.

Die massigen Geodien, im Allgemeinen mit breiter Basis aufgewachsen, leisten einem starken seitlichen Zuge Widerstand. Die Gewölbekonstruktion ihrer festen, mit Kieselgebilden dicht erfüllten Rinde vermag einen starken Druck auszuhalten.

Ganz eigenartige Einrichtungen bestehen bei Tetilla, Cinachyra, Chrotella und ihnen nahestehenden Tethya- und Tuberellaspecies. Es sind dies meist sphärische Körper, entweder freiliegend oder festgewachsen und nicht selten in ganz seichtem Wasser vorkommend. Ihr Kanalsystem ist so eng, dass ein sofortiger Ausgleich von Druckunterschieden, wie sie beim Hinweggleiten einer starken Woge auftreten, nicht durch die ganze Masse hindurch stattfinden wird.

Die genannten Gattungen schützen sich zunächst durch einen starken Turgor der Gewebe. Dieser Turgor ist so bedeutend, dass, wenn man beispielsweise eine Tethya anschneidet, in gewisser Richtung also den Druck aufhebt, die Schnittfläche sich stark vorwölbt. Die gleiche Erscheinung lässt sich auch bei Cinachyra und Tuberella beobachten. Ferner ist bekannt, dass eine frisch aus dem Wasser genommene Tethya fest und prall ist, nach dem Tode aber welk und schlaff wird.

Zu der festigenden Wirkung des Turgors treten ergänzend hinzu radial gestellte Säulen oder Nadelbündel von hinreichender Trag- und Biegefestigkeit, um als Gewölbe eine elastische Rinde zu tragen. Alle diese radialen Faserzüge finden in einem centralen Nucleus ihren Stützpunkt.

### Monactinelliden und Hornschwämme.

Diese beiden außerordentlich formenreichen Gruppen fehlen zwar größeren Tiefen nicht ganz, erlangen aber das Maximum ihrer Arten- und Individuenzahl im seichten Wasser und im littoralen Gebiet.

Die Beanspruchung auf Druck und Zug wird also eine sehr große.

Als festigendes Material reicht die Kieselsubstanz nicht immer aus, da ihre Elasticitätsgrenze nicht hoch genug liegt und in vielen Regionen,

wo der Nahrungserwerb noch günstig ist, ein Zerreißen der Gewebe erfolgen müsste. Bei der reichen Ausbildung des Kanalwerkes ist eben der Turgor der Gewebe nur wenig wirksam.

Daher tritt jetzt in dieser Region allgemeiner ein neues und leistungsfähigeres Skelettmaterial auf — das Spongion.

Auf der frühesten Entwicklungsstufe tritt es einfach als verbindender Kitt zwischen den Nadelenden auf, später umhüllt es die Kiesel-elemente vollständig oder verdrängt sie bei den Hornschwämmen ganz und gar.

Die Zug- und Druckspannungen nehmen das Schwammgewebe hauptsächlich in longitudinaler Richtung in Anspruch, daher entwickeln sich starke, longitudinale Hauptfasern, damit diese jedoch als einheitliches mechanisches System zusammenwirken, erscheinen sie durch schwächere Verbindungsfasern, entsprechend den geringeren mechanischen Ansprüchen, verbunden.

Aus der Festigkeitslehre ist ferner bekannt, dass die Spannungen, den die einzelnen Schichten Widerstand zu leisten haben, am größten an der Peripherie sind und gegen die Mitte hin abnehmen, bis sie in der »neutralen Achse« Null werden. Daher die Anwendung der sogenannten Gurtungen.

Als Anpassung an diese mechanischen Bedingungen sehen wir daher in der Mitte die Substanz fehlen und die Gewebemasse mit den sie festigenden Fasern rückt an die Peripherie, um einerseits hinreichend biegungsfest, andererseits möglichst ausgiebig für den Nahrungserwerb geeignet zu sein.

Als Kompromiss zwischen Ernährungs- und Festigkeitsprincip tritt sehr häufig die Röhrenform auf mit stärkeren Hauptfasern in der Wandung, so bei Siphonochalina, Phylosiphonia, Sclerochalina, Esperia und vielen Hornschwämmen<sup>1</sup>.

Auch die Trichterform oder Becherform, wie man sie beispielsweise bei Carteriospongia und Poterium antrifft, ist entsprechend leistungsfähig.

Die Wand der Röhren ist hinreichend dick, um nicht einzuknicken.

Den extremsten und zugleich klarsten Fall, der mir bekannt ist, bietet die in der Brandungszone lebende *Reniera elastica* nov. sp. dar, ein Fall, der bezüglich seiner mechanischen Konstruktion auffallend an die Gramineen unter den monocotyledonen Pflanzen erinnert.

<sup>1</sup> Röhrlige Bildungen sind bei festsitzenden Arten in der Thierwelt sehr verbreitet (Protozoen, Hydroiden, tubicole Würmer etc.). Sie dienen hier nicht ausschließlich, wie meist angenommen wird, zum Schutze des Körpers, um sich bei drohender Gefahr in dieselben zurückziehen zu können, sondern verleihen die nöthige Biegungsfestigkeit. Das für sie verwandte Material ist daher keineswegs von untergeordneter Bedeutung.

Die unverhältnismäßig dicken, längsverlaufenden Faserbündel sind möglichst nahe an die Peripherie gerückt, die Verbindungsfasern, bei Renieren sonst meist dünn, sind hier zwar nicht so dick, wie die longitudinalen Fasern, aber doch dicker als bei allen mir bekannten Arten. Auch da, wo der Schwamm sich als solide, cylindrische oder fingerförmige Säule über den Boden erhebt, findet an der Peripherie bisweilen eine stärkere Festigung statt. Besonders auffallend ist dies bei *Heteronema erecta*, deren Hauptfasern im Inneren wenig zahlreich sind, an der Peripherie dagegen viele Fremdkörper eingelagert haben.

Bei kriechenden, ästigen oder blattartigen Schwammformen wirkt der Zug vorwiegend in longitudinaler Richtung, und dem entsprechend sind wiederum die Längsfasern (Hauptfasern) verstärkt.

Diese rein mechanischen Verhältnisse erklären daher viele morphologische Eigenthümlichkeiten im Spongienorganismus; sie machen nicht allein die Nothwendigkeit von Hauptfasern und Verbindungsfasern verständlich, sondern erklären auch das Auftreten von Sponginbildungen überhaupt.

Die Spongiologen nehmen heute mit gutem Grunde an, dass die Ausgangsformen der heutigen Spongien in größeren Tiefen gelebt haben und dass erst mit dem Eintreten in seichteres Wasser die so artenreichen Gruppen der Monactinelliden und Hornschwämme als genetisch eng verbundene Reihen entstanden. Die Ausgangsformen waren sponginfreie Kieselschwämme, das neuerworbene Spongin entwickelte sich immer mehr und machte schließlich die Kieselspicula überflüssig, wie VOSMAER mit Recht hervorgehoben hat.

Dass sich der Entwicklungsgang der Hauptmasse der Spongien in dieser Weise vollzog, dafür sprechen nicht allein paläontologische, sondern auch embryologische und vergleichend-anatomische Gründe. Damit steht auch die geographische Thatsache in Einklang, dass die seichteren Regionen der tropischen Meere den Hauptbildungs-herd der sponginhaltigen Schwämme bilden.

Die mechanische Ursache, welche zur Bildung und successiven Weiterentwicklung der Monactinelliden und Hornschwämme führte, ist das bewegte Wasser mit seiner starken Beanspruchung auf Druck und Zug.

Dieser Schlussfolgerung steht scheinbar die erst in jüngster Zeit durch HAECKEL bekannt gewordene Thatsache entgegen, dass Hornschwämme noch in bedeutenden Meerestiefen, noch unterhalb 2000 Faden vorkommen, wenn sie auch nicht zahlreich sind.

Ich habe hier speciell die Gattungen *Psammophyllum* und *Stannophyllum* im Auge. Dieselben scheinen mir die allernächsten Be-



ziehungen zu *Phyllospongia* und *Carteriospongia* zu besitzen, und da letztere in allen tropischen Meeren zu den hervorragendsten Charakterformen der littoralen Fauna gehören, jene Tiefseegattungen ebenfalls den warmen Meeren angehören, so ist es denkbar, dass sie Descendenten der littoralen *Phyllospongiden* sind, durch Vererbung das Spongin erhalten haben. Vielleicht leben sie auch in Regionen mit stärkerer submariner Strömung.

Es ist sehr wünschenswerth, über ein und dieselbe Species genaue Untersuchungsreihen über die Faserdicke und Faserelasticität zu besitzen, um die Variationen je nach Standort und Tiefe genau übersehen zu können. Ich vermuthe, dass sich für viele Fälle klare, gesetzmäßige Beziehungen ergeben würden.

Es scheint mir dies um so wahrscheinlicher, als innerhalb einer einzigen Familie, der *Renieridae*, die Sponginbildung gar keinem phyletischen Princip folgt, sondern lediglich von Druck und Zug abhängt. Man schilderte bisher die *Renieriden* als brüchige Schwämme, deren Nadelenden durch Spongin zusammengehalten werden. Dies trifft im Allgemeinen zu, aber in sehr stark bewegtem Wasser giebt es unzweideutige *Renieriden* von höchster Elasticität und so reichlicher Sponginsubstanz, dass die Nadeln wie bei den *Chaliniden* vollständig in dieselbe eingebettet sind.

Wahrscheinlich sind noch andere Einrichtungen im Spongienorganismus nach den angedeuteten Gesichtspunkten zu erklären. Beispielsweise die Sphinctermembranen, die bei manchen *Chaliniden*, und besonders schön bei *Aplysilla* auftreten.

Durch den Verschluss des *Osculum* durch eine Sphinctermembran (diese Sphincter wiederholen sich zuweilen im Gastralraum) wird der Turgor der Schwammmasse erhöht und das Gewebe gefestigt. Ich vermuthe, dass den *Chonae* der *Stellettiden* eine ähnliche Rolle zukommt. Es braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden, dass letztere Einrichtungen nur auf Erhöhung der Tragfestigkeit abzielen, für die Biegefestigkeit dagegen bedeutungslos sind.

Zürich, im Februar 1894.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XVI.

Fig. 1. Senkrechter Schnitt durch die Rindenschicht des Skelettes von *Damiria simplex* nov. sp. Vergrößerung 400/1.

Fig. 2. Hantelförmige Nadeln (*Amphityle*) von *Damiria simplex*. Vergr. 300/1.

Fig. 3. *Reniera elastica* nov. sp. Natürl. Größe.

- Fig. 4. *Reniera scyphonoides* Lam. Natürl. Größe.  
 Fig. 5. *Reniera coccinea* nov. sp. Natürl. Größe.  
 Fig. 6. Nadeln von *Reniera coccinea*. Vergr. 200/1.  
 Fig. 7. Senkrechter Schnitt durch *Reniera elastica*. Vergr. 50/1.  
 Fig. 8. *Halichondria granulata* nov. sp. als Überzug auf abgestorbenen Korallen.  
 Fig. 9. *Halichondria glabrata* nov. sp. Natürl. Größe.  
 Fig. 10. *Halichondria tuberculata* nov. sp. Natürl. Größe.  
 Fig. 11. *Tedania assabensis* nov. sp. Natürl. Größe.  
 Fig. 12. Nadelformen von *Tedania assabensis*. Vergr. 300/1.  
 Fig. 13. *Trachytedania arborea* nov. sp. Nach einem Exemplare des Berliner Museums. Natürl. Größe.  
 Fig. 14. Nadelformen von *Trachytedania arborea*. Vergr. 120/1.

## Tafel XVII.

- Fig. 15. *Suberites carnosus* Johnston. Natürl. Größe.  
 Fig. 16. *Suberites mastoideus* nov. sp. Natürl. Größe.  
 Fig. 17. Senkrechter Durchschnitt durch *Suberites mastoideus*.  
 Fig. 18. Gastralfläche von *Suberites mastoideus* mit ringförmigen Rippen. Vergr. 12/1.  
 Fig. 19. *Suberites incrustans* nov. sp. Nach einem Spiritusexemplar gezeichnet. Natürl. Größe.  
 Fig. 20. Senkrechter Durchschnitt durch die Rindenschicht von *Suberites incrustans*. Vergr. 45/1.  
 Fig. 21. *Terpios viridis* nov. sp. Natürl. Größe.  
 Fig. 22. Senkrechter Schnitt durch *Terpios viridis* mit Gastralraum. Vergr. 50/1.  
 Fig. 23. Oberfläche von *Terpios viridis* mit zwei Oscula. Vergr. 50/1.  
 Fig. 24. Nadelformen von *Terpios viridis*. Tylostyle. Vergr. 300/1.  
 Fig. 25. *Sapline Mussae* nov. sp. auf Korallen (Mussa) bohrend. Natürl. Größe.  
 Fig. 26. Nadelformen von *Sapline Mussae*.

## Tafel XVIII.

- Fig. 27. *Spirastrella decumbens* Ridley. Natürl. Größe.  
 Fig. 28. Kieselnadeln (Tylostyle und Spiraster) von *Spirastrella decumbens*.  
 Fig. 29. *Placospongia melobesioides* Gray. Nach einem Exemplar des Berliner Museums. Natürl. Größe.  
 Fig. 30. Querschnitt durch *Placospongia melobesioides*. Vergr. 10/1.  
 Fig. 31. Kieselgebilde von *Placospongia melobesioides*. *a* und *b*, Sterraster; *c* und *d*, Spiraster; *e*, Microrhabde und Microsphaere. Vergr. 600/1.  
 Fig. 32. Basale Sponginplatten von *Spirastrella decumbens*. Von der Fläche gesehen. Vergr. 50/1.  
 Fig. 33. Basale Sponginplatten von *Spirastrella decumbens*. Senkrechter Schnitt. Vergr. 50/1.  
 Fig. 34. *Chondrilla globulifera* nov. sp. Natürl. Größe.  
 Fig. 35. Kieselgebilde von *Chondrilla globulifera*. Sphäre und Übergänge zu Sphaeraster (*a—d*), Sphaeraster (*e—f*) und Oxyaster (*g*). Vergr. 700/1.  
 Fig. 36. Kieselgebilde von *Tethya seychellensis*. *a*, Hexactin.; *b* und *c*, Tylaster. Vergr. 1800/1.  
 Fig. 37. *Suberites clavatus* nov. sp. Natürl. Größe.  
 Fig. 38. Durchschnitt durch *Suberites clavatus* nov. sp.

Fig. 39. Nadelformen von *Suberites clavatus*. Vergr. 200/1.

Fig. 40. Knopf einer Nadel von *Suberites clavatus* mit erweitertem Achsenkanal. Vergr. 500/1.

#### Tafel XIX.

Fig. 41. *Cinachyra Schulzei* nov. sp. Natürl. GröÙe.

Fig. 42. Senkrechter Durchschnitt durch den Porocalyx von *Cinachyra Schulzei*. Vergr. 20/1.

Fig. 43. Nadelformen (*Amphioxe*, *Microxe*, *Prottriaene*, *Anatriaene* und *Sigme*) von *Cinachyra Schulzei*. Vergr. 35/1.

Fig. 44. *Cinachyra trochiformis* nov. sp. Nach dem Original aus dem Berliner Museum. Natürl. GröÙe.

Fig. 45. Senkrechter Durchschnitt durch *Cinachyra trochiformis*.

Fig. 46. *Cinachyra eurystoma* nov. sp. Nach dem Original aus dem Berliner Museum. Natürl. GröÙe.

Fig. 47. *Prottriaene* und *Anatriaene* von *Cinachyra eurystoma*. Vergr. 200/1.

Fig. 48. Senkrechter Durchschnitt durch einen Porenkelch von *Cinachyra eurystoma*. Vergr. 22/1.

Fig. 49. Markgewebe von *Cinachyra eurystoma* nov. sp. Vergr. 70/1.

Fig. 50. *Stelletta Siemensi* nov. sp. Nach einem Exemplar aus der EHRENBURG'schen Sammlung. Natürl. GröÙe.

Fig. 51. Senkrechter Durchschnitt durch *Stelletta Siemensi* nov. sp. Nach einem von SIEMENS gesammelten Exemplar in natürlicher GröÙe.

Fig. 52. Ein Stück Schwammoberfläche von *Stelletta Siemensi* mit den Mündungen der Chonae. Vergr. 25/1.

Fig. 53. *Pachastrella exostotica* O. Schmidt. Natürl. GröÙe.

#### Tafel XX.

Fig. 54. Kieselgebilde von *Pachastrella exostotica* O. Schmidt. *a* und *b*, Fußangeln (*Chelotropen*); *c* und *d*, *Amphioxe*; *e*, *Sterraster*; *f*, bedornete Stäbe. Vergr. 200/1.

Fig. 55. Chonalbildung von *Stelletta Siemensi* nov. sp. mit Epithelüberzug. Vergr. 120/1.

Fig. 56. Senkrechter Durchschnitt durch *Stelletta Siemensi*. *a*, Rinde; *b*, Mark. Zwischen beiden ein System subcorticaler Räume. Vergr. 40/1.

Fig. 57. Sponginkugel aus der Rinde von *Stelletta Siemensi* mit dem sie umgebenden Follikel. Vergr. 300/1.

Fig. 58. *Discodermia stylifera* nov. sp. in natürlicher GröÙe.

Fig. 59. *Phyllotriaene* aus der Rinde von *Discodermia stylifera* nov. sp. Vergr. 100/1.

Fig. 60. Kieselgebilde von *Discodermia stylifera* nov. sp. *a*, *Tetracrepis*; *b*, *Triaene*; *c*, *Microxe*. Vergr. 100/1.



# Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis.

Von

**Dr. Rud. Burekhardt,**

Assistenten am II. anatomischen Institut Berlin.

---

Mit Tafel XXI und XXII.

---

## Einleitung.

Abgesehen von den älteren Werken C. E. VON BAER'S, REICHERT'S und RATHKE'S verdanken wir die ersten eingehenden Beschreibungen des Amphibienhirns STIEDA, der in seiner Studie über das Hirn des Axolotl zuerst auf die mikroskopischen Eigenthümlichkeiten des Urodelenhirns aufmerksam machte. Gleichzeitig erschien das Werk von GOETTE, worin die Entwicklung des Amphibienhirns eine nähere Darstellung erfuhr und auf Grund dieser Entwicklung wichtige Thatsachen festgestellt wurden; ich will hier nur an die Entdeckung der Zirbel bei den Amphibien erinnern. In neuester Zeit hat OSBORN eine umfassende Arbeit über das Amphibienhirn publicirt, wobei er besonders das Studium der Faserzüge und der Nervenkerne in den Vordergrund stellte. Außerdem sind zerstreute Angaben über das Amphibienhirn gemacht worden, theils im Zusammenhang mit anderen niederen Vertebraten, theils in vereinzelt Studien über bestimmte Hirnpartien. Das Centralnervensystem der Gymnophionen ist bis jetzt nur wenig untersucht und beschrieben worden. Eine einfache aber klassische Darstellung des Hirns hat RATHKE gegeben, worin er das Coecilienhirn als nach dem Typus der übrigen nackten Amphibien gebildet bezeichnete, seine einzelnen Abschnitte beschrieb und namentlich auf die reiche Entfaltung der Adergeflechte aufmerksam wurde. WIEDERSHEIM unterwarf verschiedene Gymnophionen einer erneuten Bearbeitung, wobei er den doppelten Olfactorius der Gymnophionen entdeckte und auf die relativ starke Ausbildung des Vorderhirns verwies. Aus neuester Zeit stammt eine Arbeit von WALDSCHMIDT, welche Thatsachen, die WIEDERSHEIM festgestellt

hatte, bestritt, ohne wesentlich Neues zuzufügen. Eine kleine, aber wichtige Notiz über das Vorderhirn von *Ichthyophis* verdanken wir ferner P. und F. SARASIN.

Das Material zu vorliegender Arbeit besteht aus einer großen Anzahl von Schnittserien durch die Köpfe von verschiedenen Tritonen in allen Entwicklungsstufen, einigen Exemplaren von *Salamandra maculosa* und von *Siredon pisciformis*. Dabei kamen die verschiedensten Konservierungs- und Färbungsverfahren in Anwendung, von denen ich als günstigste folgende Kombinationen hervorheben möchte:

1) Für junge Amphibienlarven, welche noch größere Dottermengen enthalten: Konservierung in RABL'scher Flüssigkeit. Färbungen mit Boraxkarmin oder Alaunkochenille.

2) Für ältere Amphibienlarven: RABL'sche Flüssigkeit; ALTMANN'sche Vorschrift für Chromessigsäure (Chromsäure 4% 40 Stunden, Essigsäure 5% 24 Stunden, langsam steigenden Alkohol); ferner Osmiumsäure  $\frac{1}{2}\%$  5 Stunden. Auswaschen in Wasser. Färbung: Boraxkarmin oder DELAFIELD's Hämatoxylin.

3) Für erwachsene Amphibien: Entkalkung und Fixirung mit einer Chromsalpetersäuremischung. Färbung mit Boraxkarmin.

ad 2) muss ich hervorheben, dass besonders exakte Resultate durch Kombination von Osmiumsäurefixirung und Hämatoxylinfärbung erzielt werden, wobei sich auch die Achsencylinder deutlich auf ihren mäandrischen Wegen erkennen ließen. Ebenfalls vorzügliche Dienste leistete mir die Kombination von Durchfärbung mit Boraxkarmin und Nachfärbung mit Nigrosin oder Bleu de Lyon in schwach alkoholischer Lösung, wodurch Bilder von wohlthuenden Farbkontrasten entstehen, welche durch Kombination mit Pikrinsäurefixirung noch wesentlich erhöht werden können.

Außer diesem Urodelenmaterial verfüge ich, Dank der Freigebigkeit der Herren P. und F. SARASIN über mehrere Schnittserien von *Ichthyophis glutinosus*. Die betreffenden Thiere wurden 1884—1886 von diesen beiden Forschern auf Ceylon gesammelt und in Chromsäure konservirt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, für die freundliche Überlassung des kostbaren Materials den beiden Ceylonforschern hier meinen besten Dank auszusprechen. Über die Beschaffenheit und weitere Behandlung meines *Ichthyophis*materials giebt folgende Tabelle Aufschluss:

Stadium	Länge	Färbung	Nachfärbung	Schnittdicke	Richtung	
I.	7 mm	Boraxkarmin	—	$\frac{1}{66}$ mm	quer	Embryonen
II.	2,2 cm	Boraxkarmin	—	$\frac{1}{66}$ mm	quer	
III a.	3 cm	Hämatoxylin	Eosin	$\frac{1}{100}$ mm	median	
III b.	3,5 cm	Boraxkarmin	Nigrosin	$\frac{1}{66}$ mm	quer	
III c.	3,5 cm	Boraxkarmin	Bleu de Lyon	$\frac{1}{100}$ mm	quer	
III d.	3,5 cm	Boraxkarmin	Bleu de Lyon	$\frac{1}{66}$ mm	quer	Larven
IV a.	4 cm	Boraxkarmin	Bleu de Lyon	$\frac{1}{100}$ mm	quer	
IV b.	6 cm	Boraxkarmin	—	$\frac{1}{66}$ mm	quer	
IV c.	8 cm	Boraxkarmin	Bleu de Lyon	$\frac{1}{50}$ mm	median	
IV d.	8,5 cm	Boraxkarmin	Bleu de Lyon	$\frac{1}{66}$ mm	quer	

Dazu kommen zwei Köpfe erwachsener Thiere, aus deren einem ich das Hirn herauspräparierte und in  $\frac{1}{50}$  mm dicke Medianschnitte zerlegte, deren anderer in toto quer geschnitten und mit Hämatoxylin nachgefärbt wurde.

Von der Überzeugung ausgehend, dass es für das Verständnis des Hirns unumgänglich nöthig ist, dasselbe durch plastische Rekonstruktion darzustellen, habe ich mehrere Stadien des Hirns von Ichthyophis und Triton nach der BORN-STRASSER'schen Methode modellirt und es vorgezogen, anstatt lange Schnittserien abzubilden, die Bilder der Modelle wiederzugeben, die ich auf diesem Wege angefertigt habe.

Bei der Untersuchung der Gewebe von Ichthyophis, und namentlich bei der Vergleichung derselben mit denen anderer Amphibien macht sich ein Faktor geltend, der die Erkenntnis der histologischen Struktur etwas erschwert, nämlich die Dichtigkeit der Elemente und besonders des Bindegewebes. Bei Tritonen und noch mehr bei Axolotllarven sind die Elemente nicht nur größer, sondern auch lockerer gestellt, so dass jeder Schnitt einer solchen Larve an Durchsichtigkeit und Klarheit Schnitte von erwachsenen Thieren weit übertrifft. Ich glaube, dass biologische Ursachen diese Verschiedenheit in der Dichtigkeit der Gewebe bedingen. Während also Ichthyophis bei seiner unterirdischen Lebensweise sehr viel solidere Gewebe nöthig hat, um gegen Druck oder andere mechanische Insulte geschützt zu sein, kommt das Bindegewebe bei den im Wasser lebenden Triton- und Salamandrarlarven zu einer zarteren Entfaltung. Freilich findet auch hier mit Beginn des Landlebens eine Gewebeverdichtung statt, wobei an Stelle der lockeren Gewebebeschaffenheit eine dichtere tritt. Auch bei Ichthyophis ist das Bindegewebe relativ am zartesten, während die Larve im Wasser lebt. Ich würde dieser Unterschiede hier nicht gedenken, wenn sie nicht die Untersuchungstechnik beeinflussten. Unter solchen Umständen wird aber leichter begreiflich sein, dass manche Struktur-



verhältnisse an Larven leichter zu studiren sind als an erwachsenen Amphibien, und sich also auch wegen ihrer größeren Klarheit besser zur bildlichen Darstellung eignen.

### I. Das Hirn der erwachsenen Coecilien und Tritonen.

Zur Anatomie des Vorderhirns finde ich den Angaben, die bisher gemacht wurden, wenig hinzuzufügen. WIEDERSHEIM sagt in seinem Lehrbuche p. 302: »Die einzelnen Hirntheile der Urodelen, so vor Allem das Vorderhirn und Mittelhirn schwanken nach Form und Größe selbst bei den allernächsten Arten, wie z. B. bei *Sal. atra* und *maculata*, also bei zwei Thieren, wo in anderen Organsystemen, z. B. im Skelett, so gut wie gar keine Abweichungen existiren. Ähnliches beobachten wir auch an den einheimischen Tritonen.« Trotz dieses Hinweises auf ein interessantes Vorkommnis ist jedoch das Größenverhältnis der verschiedenen Hirnabschnitte bei verschiedenen Tritonen nie Gegenstand genauerer Untersuchung geworden. Ich bin nun in der Lage, wenn auch nicht ziffernmäßige Angaben zu machen, so doch die obige Beobachtung zu bestätigen und an einigen Tritonen das Schwanken der Größenverhältnisse darzustellen. Es standen mir erwachsene Exemplare von *Triton alpestris*, *cristatus*, *taeniatus*, *helveticus* und dem amerikanischen *viridescens* zu Gebote. Von diesen fünf Species zeichnet sich die letztere dadurch aus, dass Mittelhirn und Zwischenhirn zusammengenommen an Volumen dem Vorderhirn gleichkommen; auch ist hier das Mittelhirn zu zwei Corpora bigemina vorgewölbt. Das andere Extrem ist durch *Triton helveticus* vertreten, eine Art, bei welcher das Vorderhirn das Mittel- und Zwischenhirn beinahe um das Doppelte übertrifft. Zwischen diesen beiden Gegensätzen bilden die drei übrigen Species Übergänge, und zwar so, dass *Triton cristatus* sich an *helveticus*, *alpestris* und *taeniatus* an *viridescens* anlehnen. Konstatiren wir also zunächst, dass das Vorderhirn in seiner Größe bei sonst nahe verwandten Arten starken Schwankungen unterworfen ist, so ist andererseits nicht wohl ersichtlich, dass WIEDERSHEIM gerade auf die etwas bedeutendere Entwicklung dieses Hirntheiles bei *Ichthyophis* so großes Gewicht legt, wie es in der Besprechung des Hirns in seiner Anatomie der *Gymnophionen* geschieht: »Eine ähnliche Entwicklung des Vorderhirns ist, ganz abgesehen von einer so deutlichen Differenzirung der *Lobi olfactorii*, bei keinem einzigen anderen Amphibium mehr zu konstatiren, und erst in der Reihe der Reptilien stoßen wir wieder auf derartige Wachstumsverhältnisse.« Ich musste diese Verschiedenheit in der Auffassung des *Ichthyophishirns* vorausschicken, da sonst nicht leicht einzusehen ist, warum ich gerade diesem Umstande

weniger Wichtigkeit beizumessen im Stande bin als WIEDERSHEIM, und verweise im Übrigen auf die Fig. 4, 5 und 7 *Vh*. Dagegen stimme ich mit WIEDERSHEIM darin überein, dass auch mir die Lobi olfactorii vom übrigen Vorderhirn bei Ichthyophis (Fig. 2—3 *L.olf*) stärker abgesetzt scheinen, als es bei anderen Amphibien der Fall ist.

Wichtiger als der Größenunterschied der Vorderhirnmasse dürfte wohl die von P. und F. SARASIN entdeckte Existenz eines Temporalappens sein, den, sowie die beiden, von diesen Forschern als Sulci gedeuteten Grübchen, ich bestätigen kann (Fig. 2). Auch sehe ich in der von WIEDERSHEIM als »hakenartig gekrümmter Wulst« bezeichneten Vorwölbung ein Gebilde, dass diesem Temporallappen entspricht und gewiss mit Recht als Anfang der homologen Bildung bei Reptilien gelten kann (Fig. 2 und 3 *L.temp*).

Wofern also das Schwergewicht der Differenz zwischen dem Vorderhirn von Ichthyophis gegenüber anderen Amphibien auf die zuletzt genannten Punkte gelegt wird, befinde ich mich mit WIEDERSHEIM vollständig im Einklang.

Die histologischen Elemente, sowie ihre Anordnung innerhalb des Vorderhirns, bieten wenig charakteristische Unterschiede dar. Entsprechend der stärkeren Ausbildung des Temporallappens bei Ichthyophis sind auch die Kommissuren, welche für andere Amphibien durch die Arbeiten OSBORN's und BELLONCI's hinreichend bekannt sind, etwas stärker ausgebildet; eine Differenzirung der Neuroglia, die ich bei Triton nie fand, weist Ichthyophis in Gestalt eines reich verzweigten Maschenetzes von stark lichtbrechender gelatinöser Substanz auf, welche sich an der Basis der Commissura anterior ausbreitet. Auch die bei den übrigen Amphibien als Corpus striatum beschriebene Region, besitzt Ichthyophis. BELLONCI (Nr. 16 des Litteraturverz.) hat mit großer Wahrscheinlichkeit dargethan, dass die Fasern des oberen Theiles der Commissura anterior in dorsaler Richtung dem Vorderhirn entlang laufen, um im Lobus olfactorius in nähere Beziehungen zu den Olfactoriuswurzeln zu treten und vielleicht sogar in dieselben überzugehen. Gerade bei Ichthyophis erscheint dieses Verhältnis relativ deutlich, doch vermochte ich, da ich keine Imprägnationen mit Silbersalzen vornahm, nichts Neues zu sehen und verweise hier nur darauf, dass die starke Entwicklung des Olfactorius von Ichthyophis mit einer ähnlichen Entfaltung der Commissura anterior Hand in Hand geht.

Interessanter als das Vorderhirn gestaltet sich das Zwischenhirn (*Zh*) von Ichthyophis, dessen Dach den bisherigen Untersuchern des Ichthyophishirns vollständig entgangen ist. Die Frage nach der Grenze des Zwischenhirndaches nach dem Vorderhirn hin soll an anderer

Stelle zur Diskussion kommen, und wir wollen zunächst rein descriptiv vorgehen. Fig. 4 stellt einen Medianschnitt durch das Hirn eines erwachsenen Ichthyophis dar: Derselbe trifft in seinen vorderen Partien das Foramen Monroï, durch welches ein Plexus chorioideus in die angedeutete Hemisphäre eintritt; ventral davon liegen die Kommissuren des Vorderhirns: Corpus callosum und Commissura anterior.

Diese zum Stammtheil des Vorderhirns gehörige Verdickung der ventralen Wand setzt sich in die dünne Lamina terminalis fort, welche nach hinten abermals eine Verdickung in Gestalt des Chiasma nervorum opticum erfährt. Verlassen wir diesen Punkt und setzen wir die Verfolgung der Vorderhirnwand in dorsaler Richtung fort, so stoßen wir vom Foramen Monroï beginnend zunächst auf einen gewaltig entwickelten Adergeflechtknoten (*Pl. chor. sup.*), von der Form eines Hammers mit einer langen vorderen und einer kürzeren hinteren Spitze. Die erstere endet etwa in halber Länge der Vorderhirnhemisphären (die Lobi olfactorii abgerechnet), mit dem hinteren Ende bedeckt der Adergeflechtknoten fast das ganze Zwischenhirndach, welches hier stärker als irgendwo in die Tiefe gedrängt ist. Die komplicirte Bildung der verschiedenen Plexus, die gerade bei Ichthyophis zu einer außerordentlich starken Entfaltung gelangen, soll bei der Entwicklung des Hirns ihre Erörterung finden; hier sei nur vorausgeschickt, dass sie alle aus einer Wucherung der Hirndecke hervorgegangen sind. Der Plexus chorioideus medius, welcher den dorsalen Theil des III. Ventrikels erfüllt, geht dicht an seiner Wurzel in ein mehrschichtiges Epithel über, welches dorsal aufsteigt, umbiegt, und so den vorderen Abschnitt des Zwischenhirns bildet; aber nur in der Medianebene bleibt das Epithel so dünn wie Fig. 4 zeigt; denn zu beiden Seiten ist durch Bildung der Ganglia habenulae eine starke Wandverdickung eingetreten, welche sich auch dadurch kund giebt, dass die Außenfläche dieses Zwischenhirnthells eine paarige Vorwölbung aufweist. An diesen Abschnitt schließt sich eine zweite Vorwölbung des Zwischenhirns, welche sich zwischen der Commissura superior und posterior ausdehnt, sie stellt einen unpaaren Wall des Zwischenhirndaches vor. Dicht hinter der Commissura superior, welche noch zum vorderen Zwischenhirntheil zu rechnen ist, entspringt die Zirbel. Sie ist bei Ichthyophis ein kleines birnförmiges Bläschen und ragt frei in den Raum, der durch Adergeflechtknoten und Zwischenhirndach gebildet ist; sie behält hier ihre bläschenförmige Gestalt bei, welche nur dadurch modificirt wird, dass ihre Wandung gefältelt ist (Fig. 4 *Ep*). Ihre entwicklungsgeschichtliche Beziehung zum übrigen Zwischenhirn manifestirt sie zeitlebens, indem die Fasern eines Theiles ihrer Zellen, welche kaum nervöser Natur, sondern Stützzellen sein



werden, mit der Decke des Zwischenhirns in Verbindung bleiben und sich in der Gegend der Commissura superior auflösen.

Etwas anders, doch nicht principiell verschieden, ist der Bau des Zwischenhirndaches bei Triton und Salamandra, sowie auch OSBORN'S Figuren nach zu schließen, bei den amerikanischen Urodelenarten (Fig. 7). Weder der Adergeflechtknoten, noch die anderen Plexus gelangen zu einer auch nur annähernd so starken Ausbildung, wie bei Ichthyophis. In Folge davon kommt das gesammte Zwischenhirn bei einer Abbildung der dorsalen Hirnansicht zur Geltung (vgl. Fig. 4 u. 5); die Zirbel stellt ein breites, kuchenartiges, aus einer Zellschicht gebildetes Bläschen dar, welches nach hinten bis an die Commissura posterior reicht und nach vorn unter der hinteren Spitze des Adergeflechtknotens endet (Fig. 7). Aus der Vergleichung der beiden Median-schnitte (Fig. 7 und Fig. 4) ist ersichtlich, dass die Wölbungen der beiden Zwischenhirnabschnitte, die bei Ichthyophis so deutlich entwickelt ist, bei Triton nicht hervortritt, sondern beinahe in eine Rundung zusammenfallen; auch ist die Form der Zirbel bei Ichthyophis entschieden eine primitivere, als bei Triton. Es ist daher auch leicht verständlich, warum sie bei unseren Urodelen und Anuren so lange übersehen wurde, bis GOETTE (6, p. 345) sie entdeckte. Da auch OSBORN'S Fig. 4—5 an Klarheit zu wünschen übrig lassen, gebe ich in Fig. 20 und 21 eine dorsale Ansicht des Zwischenhirns von Triton auf zwei verschiedenen Entwicklungsstufen wieder; hier sind Adergeflechtknoten und Zirbel noch nicht so stark ausgebildet, wie beim Erwachsenen, und die durch die Commissura superior veranlasste Furche ist, wenn auch in der dorsalen Region etwas schwach zu sehen.

Von Faserzügen sind außer den schon mehrfach erwähnten Commissuren noch einige zu nennen, die sowohl Ichthyophis als Triton mit den übrigen Amphibien gemein haben:

1) Die MEYNERT'schen Bündel (*MB*), welche von den Ganglia habenulae ventral gerichtet sind und im Boden des Mittelhirns enden.

2) Die Commissura inferior (*C.inf*), welche die beiden Lobi inferiores verbindet.

3) Ein dem mächtigen Zwischenhirnkern entspringendes Faserbündel, welches vorn ins basale Vorderhirnbündel übergeht.

4) Geht aus den Lobi inferiores eine Faserbahn dorsal in den Mittelhirnboden.

5) Ebenfalls aus den Lobi inferiores steigt eine Bahn gegen das basale Vorderhirnbündel.

Eine besondere Aufmerksamkeit verdient bei Ichthyophis der Opticus. Auf unserem III. Stadium finden wir vom Hirn ausgehend

den Opticusstiel bis in die Nähe des Auges hohl; ventral von der Höhle und mit ihr in eine Bindegewebsscheide eingeschlossen verlaufen die Fasern. Die Höhle geht bei älteren Larven verloren, indem sie oblitert. Beim erwachsenen Ichthyophis ist sie bis auf eine kleine Bucht des III. Ventrikels reducirt. Der Sehnerv aber, der in der Larvenperiode eine ansehnliche Dicke hat, welche darauf schließen lässt, dass er zu dieser Zeit funktioniren könne, degenerirt vollständig zu einem dünnen Fädchen.

Nun hat OSBORN (25, p. 60) gezeigt, dass bei *Necturus* und *Proteus* das Lumen des Opticusstieles überhaupt sich nie schließt, sondern zeitlebens offen bleibt. Vergleichen wir also den Zustand dieser Thiere mit *Ichthyophis*, so geht daraus hervor, dass die Blödigkeit der Augen von *Ichthyophis* auf eine erst nach dem Larvenleben eintretende Degenerationserscheinung zurückzuführen ist, während bei *Proteus* und *Necturus* embryonale Verhältnisse persistiren; dass also bei letztgenannten Thieren die Anpassung an eine lichtscheue Lebensweise phylogenetisch älteren Datums ist, als bei *Ichthyophis*, wo vielleicht die Augen während eines Theiles des Larvenlebens in voller Thätigkeit sind.

Der übrige Boden des Zwischenhirns zeigt wenig von neuen Verhältnissen; mit der etwas stärkeren Ausbildung der *Lobi inferiores* bei *Ichthyophis* hängt wohl die Bildung einer kleinen Falte am ventralen Boden des Trichters zusammen. Die laterale Wand der *Lobi inferiores* enthält große Ganglienzellen, doch gelang es mir nicht, festzustellen, zu welchem der oben genannten Tractus diese Zellen Beziehungen haben.

STIEDA (7, p. 307) äußert sich über die Hypophysis des Axolotl wie folgt: »Derjenige Theil der Hypophysis, welcher bei höheren Wirbelthieren als der nervöse bezeichnet, nur ein dem Tuber cinereum zugehöriger Theil desselben ist und nur mit dem drüsigen Theil der Hypophysis verwächst, fehlt hier beim Axolotl. Die Hypophysis wird allein durch den sogenannten drüsigen Theil dargestellt.« Dem gegenüber muss ich konstatiren, dass ich auch den nervösen Theil der Hypophyse bei Triton, Salamandra und *Ichthyophis* gesehen habe (*Hy.n.T*) und, dass Präparate von einer 8 cm langen Axolotllarve mich vermuthen lassen, dass sie auch hier nicht fehle. Fig. 37 giebt einen Querschnitt durch die Hypophyse eines ausgewachsenen Triton, woran leicht die beiden Theile zu erkennen sind. Der drüsige (*Hy.d.T*) nimmt die ventrale Partie ein, der nervöse dagegen, welcher dem vielfach gefalteten und markig verdickten Trichterende entstammt, lagert sich dorsal an den drüsigen und verschmilzt dicht mit ihm; seine Entstehung fällt in die Zeit der Metamorphose, und daher könnte ich mir die

bestimmte Angabe STIEDA's über das Fehlen dieses Theiles vermuthungsweise so erklären, dass derselbe nur beim ausgewachsenen Amblystoma vorkäme, wogegen er dem Wasserthiere abgehen könnte.

Ob WIEDERSHEIM den nervösen Theil der Hypophyse bei Ichthyophis gesehen habe, ist aus seinen Abbildungen und Beschreibungen nicht ersichtlich; doch verdienen die durch die Gehirnentwicklung bedingten Verhältnisse eine genaue Beschreibung. Von der ventralen Fläche gesehen zeigt die Hypophyse die Form einer Mandel, welche mit ihrem in der Mitte etwas eingebuchteten vorderen Rande unter dem Trichter endet, während, wie schon WIEDERSHEIM (14, p. 303) bemerkte, ihre Spitze unter das Nachhirn zu liegen kommt. Ihr größter Theil ist drüsiger Natur; der nervöse Antheil besteht in einem ovoiden Körper (Fig. 4), welcher etwas vor der hinteren Spitze der gesamten Hypophyse dorsal liegt und auch beim erwachsenen Thier mit der Wand des Hirntrichters durch einen feinen Strang von Neuroglia in Verbindung steht, dessen einzelne Fasern in den nervösen Theil der Hypophyse ausstrahlen.

Das Mittelhirn von Triton scheint den Beschreibungen von OSBORN, STIEDA und FULLIQUET (15, p. 50 u. 51) nach zu urtheilen, wenig von demjenigen anderer Urodelen abzuweichen. Dass WIEDERSHEIM Größenschwankungen auch bei diesem Hirnthteile, wie beim Vorderhirn innerhalb derselben Gattungen beobachtete, haben wir oben gesehen (p. 372); es scheint mir eine gewisse Reciprocität zu bestehen zwischen seiner Entfaltung und der des Vorderhirns, so finde ich z. B. bei Triton viridescens, welcher ein auffallend kleines Vorderhirn hat, das Mittelhirn um so stärker ausgebildet; ein Sulcus dorsalis ist bei allen Tritonen vorhanden, wenn auch erst am ausgewachsenen Hirn. Im Übrigen gleicht das Mittelhirn in seiner äußeren Form einem ventral konkaven Schlauche von elliptischem oder rundlichem Querschnitt.

Seine histologische Beschaffenheit ist sehr einfach und erhält gleich zu Beginn der Entwicklung ihr Gepräge. Schon verschiedenen Forschern ist die reihenartige Anordnung der Zellen aufgefallen, welche bei allen Amphibien gerade am Mittelhirn so deutlich hervortritt. Die Entwicklungsgeschichte lehrt uns aber erst diese Anordnung verstehen. Es wird wohl nach den neuesten Untersuchungen von HIS (24) und Anderen kein Zweifel mehr sein, dass die Ganglienzellen aus dem dem Centralkanal anliegenden Keimepithel hervorgehen und nach der Peripherie der grauen Substanz wandern. Hierbei wird aber den Ganglienzellen der Weg gewissermaßen vorgeschrieben durch die Stützsubstanz, und die Ausbildung der Stützsubstanz steht wiederum in Zusammenhang mit derjenigen der äußeren Form des Hirnthteils; ob bedingt oder



bedingend, lassen wir dahingestellt. Beim Mittelhirn von Triton stehen die Leiber der Spongioblasten fast durchweg zur Wand des Centralkanals senkrecht, nur in den dorsalen Partien macht sich eine kleine Abweichung geltend. In diesem beinahe geometrischen Gerüst von Stützsubstanz gleiten die Neuroblasten peripheriewärts; die neu gebildeten lehnen sich jedes Mal an die vorherigen an; so entstehen Reihen von Ganglienzellen, welche in gewissen Stadien durchs ganze Centralnervensystem zu erkennen sind, bedingt durch die Stützsubstanz. Diese Reihen werden in den meisten anderen Hirngegenden dadurch verwischt, dass tiefgreifende Formveränderungen der Gehirnwand eintreten, nur beim Mittelhirn und einem Theil des Zwischenhirns bleiben sie bestehen, da hier die weitere Entwicklung nur in Massenzunahme besteht (vgl. 26, p. 49—26).

In der lateralen grauen Substanz am Mittelhirn des Axolotl sah zuerst FULLIQUET (45, p. 51) einzelne große Ganglienzellen. OSBORN (25, p. 69) erkannte sie als einen Trigeminskern des Mittelhirns und fand solche Ganglienzellen je nach der Höhe der Gehirnentwicklung bei allen von ihm untersuchten Amphibien in Gestalt von einem oder zwei längs der Mittellinie hinziehenden Nuclei. Die Fasern dieser Zellen ziehen der grauen Substanz entlang ventralwärts, wo sie sich zu kreuzen scheinen; Näheres vermochte ich nicht über ihren Verlauf zu erkennen.

Von anderen Ganglienzellenanhäufungen habe ich nur noch das Ganglion interpedunculare sehen können, doch konnte ich keinen Zusammenhang seiner Zellen mit dem MEYNERT'schen Bündel, welches die Mittelhirnwand schief durchzieht, konstatiren.

Die von OSBORN für das Mittelhirn beschriebenen Faserzüge finde ich auch bei Triton wieder: einen lateral vom Mittelhirn nach der Medulla oblongata absteigenden Faserzug und die Faserbündel des Opticus.

Ganz anders als das Mittelhirn von Triton und von allen anderen Amphibien überhaupt abweichend, baut sich das Mittelhirn von Ichthyophis auf. In der Dorsalansicht hat es noch am meisten Ähnlichkeit mit dem Mittelhirn von Triton (vgl. Fig. 4 u. 5); seine Decke gleicht einem Oval mit breiterem Hinterende und spitzerem Vorderende, welches letzteres durch eine feine Furche leicht eingekerbt ist. Es ist dies die von WALDSCHMIDT (48, p. 464) bestrittene Furche, welche neuerdings auch P. und F. SARASIN (49, p. 224) gesehen haben. Ferner zeigt das Mittelhirndach eine leichte Einsenkung in der Mitte, welche auf dem Medianchnitt Fig. 4 deutlicher zu sehen ist. Nach dem Zwischenhirn hin ist das Mittelhirn durch die Commissura posterior, nach dem Hinterhirn durch den Isthmus abgegrenzt. Während das Mittelhirn anderer Amphibien auch lateral eine gleichmäßige Wölbung zeigt, ist bei

Ichthyophis die laterale Wand durch eine stark hervortretende Kante geknickt, welche am hinteren Rande ihre deutlichste Ausbildung erlangt und nach vorn schwächer wird. Diese Kante verdankt ihren Ursprung der ungewöhnlich hohen Lage des Mittelhirnbodens. Folgen wir, an Hand von Fig. 4 vom hinteren Trichterrande ausgehend dem Hirnboden, so steigt er, etwas nach vorn geneigt in dorsaler Richtung auf, biegt sodann bei Verdickung der Wand unter einem stumpfen Winkel nach rückwärts und wendet sich nach hinten, um an einer kleinen aber sehr charakteristischen Querrfurche in den Boden des Rautenhirns überzugehen (Fig. 39 *Mhgr*).

Außer einer kurzen Notiz STIEDA's (7, p. 294) finde ich diese Querrfurche nirgends berücksichtigt, und dabei ist sie doch eine der verbreitetsten und desshalb wohl auch wichtigsten Grenzmarken des Hirns. STIEDA sagt a. a. O.: »Die Grenze zwischen der Pars peduncularis und der Medulla oblongata ist durch eine leichte aber deutliche Einschnürung gekennzeichnet.« Nun finden wir diese Furche, welche nur auf wenigen, der Medianebene genäherten Schnitten auftritt, schon auf sehr frühen Entwicklungsstadien (Fig. 9), und sie verwischt sich von da an nie mehr (vgl. Fig. 7, 8, 17, 19). Gerade der Umstand, dass sie sogar an dem einfach gebauten Urodelenhirn mit so großer Konstanz auftritt, sichert ihr eine gewisse Bedeutung. Ich finde diese Querrfurche nicht nur hier bei Salamandra, Triton, Ichthyophis etc., sondern auch bei Reptilien (*Lacerta*), Selachiern (*Acanthias*) und beim menschlichen Embryo. Dicht vor dieser Querrfurche liegt das Ganglion interpedunculare (*Gi*). Bei Larven von Triton (3 cm Länge) biegt auch die ventrale Fläche des Bodens an dieser Stelle etwas ein, so dass eine kleine, der erstgenannten Querrfurche gegenüberstehende Einsenkung entsteht; doch habe ich die letztere anderwärts nicht wiedergefunden.

Der Mittelhirntrigeminuskern (OSBORN), welchen wir bei Triton in den lateralen Mittelhirnwandungen zerstreut fanden, ist bei Ichthyophis viel stärker ausgebildet und besteht aus einer mehrschichtigen Säule von großen Ganglienzellen, welche sich in der Medianebene des Mittelhirndaches hinzieht, ohne sich in lateraler Richtung weit auszudehnen (Fig. 4 *m.trig.n*). OSBORN (23, p. 69) zufolge theilt sich dieser Kern bei *Necturus* in zwei Massen, eine linke und eine rechte. Bei Ichthyophis lässt sich, in Folge stärkerer Entwicklung dieses Kernes, der dazu gehörige Tractus auch besser verfolgen, welcher aus theilweise gekreuzten Nervenfasern der großen Ganglienzellen hervorgehend, nach hinten verläuft und in der Nähe der Trigeminuswurzeln sich mit diesen vermischt.

Das Rautenhirn ist bei Ichthyophis, wie schon frühere Autoren

bemerkten, relativ kurz und unter das Mittelhirn geschoben; es gliedert sich in ein dorsal gelegenes Hinterhirn und das Nachhirn. Das Hinterhirn wurde schon von RATHKE (4, p. 337) als Cerebellum gedeutet und von WIEDERSHEIM (10, p. 58) bestätigt. Es weist genau dieselbe Form auf, wie sie von Salamandra und anderen Urodelen bekannt ist: eine basal etwas breitere, nach oben zugespitzte Marklamelle, welche in der Medianebene dünner ist als in der lateralen Region. Oben geht es in das Velum medullare posterius (*V.m.p.*) über, welches in steilem Bogen abwärts verläuft und in seinen lateralen Partien Fältelungen zeigt, welche im Querschnitt fächerartig erscheinen (vgl. WALDSCHMIDT, Fig. 29). Die histologische Struktur des Hinterhirns weist ebenfalls keine großen Differenzen gegenüber dem Hirn anderer Urodelen auf: Der Mittelhirntrigeminuskern setzt sich fort, ähnlich wie es auch bei *Cryptobranchus* (OSBORN, Fig. 49) der Fall zu sein scheint. Unabhängig davon ziehen zwei aus großen Ganglienzellen bestehende Kerne in bogenförmiger Richtung lateralwärts, ohne sich in der Medianebene zu vereinigen. Die Faserbündel dieser Kerne verlaufen theils gekreuzt, theils ungekreuzt in der lateralen vorderen Wand der Medulla oblongata, und ich glaube daher, es handle sich um die Kleinhirnseitenstrangbahn (WLASSAK, 24, p. 445).

Das Nachhirn zeigt Eigenthümlichkeiten des Baues, die wohl in enger Verbindung mit der Bildung des Mittelhirns stehen; so ist z. B. die Brückenbeuge (*Bb*), in Folge des starken Einschnürens durch die Sattelspalte (*Ssp*), sehr scharf umgebogen und besitzt zwei seitlich stark vorstehende Ausladungen. Lateral sind zwei mächtige Corpora restiformia (*C.rest*) ausgebildet, welche wiederum deutlich gegen das Rückenmark hin abgesetzt sind. Medial von den Corpora restiformia schließt sich jederseits ein Wulst an, welcher von WALDSCHMIDT, Fig. 4 nach zu schließen, möglicherweise gesehen worden ist. Ich halte diese Vorwölbung für das Tuberculum acusticum SCHWALBE's (44, p. 420), dessen Anwesenheit bei einem Thier mit so hoch ausgebildetem Acusticus, wie *Ichthyophis*, nicht auffallen wird (*Tub.ac*). In der Präganz der Corpora restiformia erblicke ich eine Folge der Nackenbeuge, welche wir bei der Entwicklung des Hirns von *Ichthyophis* werden kennen lernen; zumal da diese Erscheinung bei den Urodelen, welche eine lange ausgezogene Medulla oblongata besitzen, vollkommen fehlt. An der Brückenbeuge findet ein lebhafter Faseraustausch von der einen Seite nach der anderen hin statt; doch glaube ich darin nicht eine eigentliche Rückbildung sehen zu sollen, da es sich nur um Kreuzungen handelt, und da außerdem das Cerebellum in Bezug auf Entwicklung nicht über ein Minimum sich erhebt.



Von der Histologie der Medulla oblongata wird wohl besser bei Besprechung der Hirnnerven die Rede sein, um so mehr als Ichthyophis in dieser Beziehung von Triton nur wenig abweicht.

### Entwicklung des Hirns.

Wie aus der Tabelle (p. 371) zu sehen ist, habe ich die mir zur Verfügung stehenden Ichthyophisembryonen nach vier Stadien eingetheilt, damit die Angabe ihrer Entwicklungsstufe auf diese Weise leichter verständlich sei. Als erstes Stadium besitze ich einen Embryo, bei welchem die Augenblasen noch nicht vollständig abgeschnürt sind; als zweites ist ein Kopf im Stadium der Hypophysenabschnürung bezeichnet; als drittes mehrere Embryonen vom Ende der Eiperiode, und als viertes das Stadium, in welchem die Larve im Wasser lebt (vgl. SARASIN, Bd. II, Heft 1. Taf. III, Fig. 28; Taf. IV, Fig. 30 u. 38; Taf. V, Fig. 49 u. 50).

Fig. 40 stellt Ichthyophis I, mein frühestes Stadium in zwanzigfacher Vergrößerung dar. In Bezug auf die Höhe seiner Entwicklung entspricht dieses Exemplar etwa GOETTE'S Fig. 52 von der Unke. Der Kopf, wie er hier abgebildet ist, ragt frei über den Dotter vor und ist an seiner ventralen Seite schwach gewölbt. Vom hinteren Ende beginnend, sehen wir die letzten Urwirbel des Halses; darauf folgt eine breit gewölbte Fläche; es ist die Schlundwand (*Schlw*), welche in ihrem Inneren bereits in einige Kiemenbogen gesondert ist. Hieran schließt sich dorsal das noch offene Gehörbläschen (*Ghbl*), und unmittelbar ventral und vor ihm und der Schlundwand das II. Kopfsegment (GOETTE), welchem nach vorn das I. Kopfsegment und ventral der Unterkiefer (*Uh*) folgt. Die übrigen Wölbungen des Kopfes sind durch den Aufbau des Hirns verursacht und lassen schon äußerlich seine Form erkennen. Besser noch geschieht die Orientirung an dem aus Querschnitten rekonstruirten Modell, wie es Fig. 41 und 42 versinnlichen.

Folgen wir hier von hinten nach vorn dem Medullarrohr, so sehen wir dasselbe zunächst in schwach S-förmiger Krümmung zum Rautenhirn leicht anschwellen (*Rh*), an dessen Seite zwei seichte Gruben die Stelle bezeichnen, wo das Gehörbläschen der Medulla oblongata anliegt; ventralwärts umbiegend schließt sich ans Rautenhirn das Mittelhirn an in Gestalt eines einfachen dorsal verbreiterten Rohres (*Mh*), welches wiederum ventral in das komprime Zwischenhirn (*Zh*) überführt. An der Basis des Zwischenhirns ist der Hirnboden in den Trichter ausgezogen (*I*); lateral beginnen die mächtigen Augenblasen (*Abl*) sich abzuschnüren, während von den Vorderhirnhemisphären noch nichts vorhanden ist. Von der Hypophysis ist ebenfalls nichts wahrzunehmen.

Die Ventrikel sind überall außerordentlich eng und verbreitern sich nur wenig an der Stelle des Zwischenhirns, wo sich die Augenblasen abschnüren, sowie im Rautenhirn: hier findet sich schon der Anfang einer Rautengrube, wodurch auch die epitheliale Decke bei dorsaler Ansicht eine Einsenkung erfährt (Fig. 42).

Den Kopf von *Ichthyophis* II giebt Fig. 44 in dorsaler Ansicht wieder; hier imponirt in der Mitte des Bildes die Rautengrube, welche noch sehr stark in longitudinaler Richtung ausgedehnt ist; von hinten kommend, stoßen wir lateral zuerst auf die Gehörbläschen, die sich unterdessen geschlossen haben und ventral auf die Schlundwand. Lateral und ventral von den seitlichen Ausladungen der Rautengrube folgt sodann der Unterkiefer, und vor demselben eine Anschwellung, welche durch das Ganglion Gasseri (*G.V*) veranlasst ist; davor etwas ventral liegt das Auge, und ventral vor ihm die große schalenartige Riechgrube (*Rgr*). Die vordersten Wölbungen verdanken ihren Ursprung den Hemisphären des Vorderhirns (*Vh*). Der wichtigste Unterschied aber, der dieses Stadium von dem vorhergehenden, sowie von anderen Amphibienembryonen, auszeichnet, besteht in der enorm starken Vorwölbung (*Sb*) des Mittelhirns, welche in der lateralen Ansicht (Fig. 43) noch besser in die Augen springt. Sie verdankt ihre Entstehung weniger einer lebhaften Entwicklung des Mittelhirns selbst, als dem tiefen Hineindringen der Sattelspalte, welches wohl selbst durch Umbildungen des Kopfes überhaupt veranlasst wird und eine starke Knickung der Hirnachse zur Folge hat. In dieser Lage kommt außerdem zwischen Unterkiefer und Auge der Oberkiefer (*OK*) zum Vorschein, und hinter dem Unterkiefer der erste und ein Theil des zweiten Kiemenbogens. Hinter dem Gehörbläschen erscheint in Fig. 43 eine leichte Krümmung (*Nb*) des ganzen Kopfes, deren Werth bei Besprechung des Hirns zur Geltung kommen wird. Leider war das mir zu Gebote stehende Präparat gerade dicht hinter Beginn dieser Krümmung abgerissen; doch ist ihre Existenz auch durch Taf. IV, Fig. 30 und 36 des SARASIN'schen Werkes erwiesen.

Schälen wir nun mit Hilfe des Zirkels das Hirn und die Sinnesorgane aus diesem Kopfe heraus, so erhalten wir Bilder, wie sie Fig. 6 und 45 zeigen. Die letztere Figur stellt das Hirn von *Ichthyophis* II in seinen äußeren Formverhältnissen dar; als wesentlichste Veränderungen gegenüber Stadium I begegnen uns die Entstehung einer Nackenbeuge (*Nb*), als deren Ausdruck oben die hintere Krümmung des Kopfes beschrieben war; ferner die Scheitelbeuge (*Sb*) und die Bildung der Vorderhirnhemisphären. Das Zwischenhirn ist noch ein ansehnliches Bläschen, dessen Decke eine nach rückwärts geschlagene Falte

(*EfI*) bildet: es ist die zukünftige Zirbel. An die basalen Wände des Vorderhirns lehnen sich die fast eben so voluminösen Riechgruben an (Fig. 6). Die Augenblasen zeigen eine Verschiebung in dorsaler Richtung, sind auf dieser Entwicklungsstufe abgeschnürt und an Volumen im Vergleich zur Riechgrube und Gehörblase zurückgeblieben. Sie kommunizieren immer noch mit dem III. Ventrikel durch den hohlen Augenstiel (*Ast*). Die Gehörblase hat sich abgeschlossen und entsendet in dorsaler Richtung einen Ductus endolymphaticus. Auch die vier Ganglienanlagen sind schon ausgebildet; das mächtigste ist das Ganglion Gasseri (*GV*), welches, wie wir oben sahen, sogar die äußere Form des Kopfes beeinflusst. Hinter ihm folgt ein größeres Facialisganglion (*VIIG*) und ein kleineres Acusticusganglion (*GVIII*), welches letzteres zwischen der medialen ventralen Wand der Gehörblase und der lateralen ventralen Wand der Medulla oblongata eingekeilt liegt. Hinter der Gehörblase befindet sich das Glossopharyngeus-Vagusganglion (*GX*), welches durch eine vordere, hinter dem Gehörbläschen eintretende Wurzel (Glossopharyngeus) und eine hintere (Vagus) mit der Medulla oblongata in Verbindung tritt. Noch ist hier die RATHKE'sche Tasche zu erwähnen, welche eben im Begriff steht, sich von der Mundhöhle abzuschneiden und sich bereits dem Trichter anschmiegt (*Hy*).

Bevor wir weitere Entwicklungsstufen betrachten, sei gestattet, die wesentlichsten Differenzen zwischen der Entwicklung des Kopfes und Hirns bei Ichthyophis und bei anderen Amphibien hervorzuheben. Im Gegensatz zu diesen, deren ganze Kopfform durch gierige Dotteraufnahme zur Unkenntlichkeit entstellt ist, behält Ichthyophis Formen bei, welche mehr an diejenigen anderer Wirbelthiere erinnern. Man vergleiche nur Fig. 40 und 43 mit den entsprechenden Stadien der Unke (GOETTE, Fig. 52—54) oder von Triton (REICHERT [2], Taf. II, Fig. 4 bis 8), so wird man sich leicht überzeugen, dass durch die Holoblastie der letzteren Amphibien und durch die mit der Holoblastie zusammenhängende Veränderung der Dotteraufnahme wohl die Unförmlichkeit des Kopfes veranlasst wird, während schon die meroblastischen Salamandriden und noch in höherem Grade Ichthyophis die ursprünglichen Wirbelthierformen beibehalten. Als für Ichthyophis charakteristische Bildungsmomente der Hirnentwicklung sind nochmals die Nackenbeuge und die erhebliche Ausbildung der Scheitelkrümmung zu erwähnen, welche auch dazu beitragen, dem Kopfe von Ichthyophis ein edleres Gepräge aufzudrücken, als es andere Amphibien aufweisen können. Zum Vergleich muss ich hier auf die überraschende Ähnlichkeit unserer Fig. 6 mit Fig. 6, welche HIS (28, p. 684) von dem menschlichen Embryo *Br<sub>3</sub>* giebt, besonders aufmerksam machen; zugleich bitte ich, unsere



Fig. 9 und 22, welche dem Axolotl und Salamander entnommen sind, in Betracht zu ziehen.

In den folgenden Stadien werde ich von einer Beschreibung der äußeren Kopfform absehen, da sie, obwohl in ihren Grundlinien immer noch mit dem Plane des Hirns zusammenfallend, doch stark von den mesodermalen Bildungen beeinflusst wird. Fig. 16 giebt das Hirn eines *Ichthyophis*-embryo gegen Ende der Eiperiode wieder (unser Stadium III). Der Krümmungswinkel des Kopfes, welcher beim vorigen Stadium fast  $90^\circ$  betrug, hat sich wieder stark verflacht. Demnach haben sich auch die verschiedenen Hirnbeugen verändert: die Nackenbeuge erreicht ihr Maximum mit ca.  $130^\circ$ ; die Brückenbeuge, welche auf dem vorhergehenden Stadium ca.  $130^\circ$  betrug, ist zu einem rechten Winkel eingeknickt, Hand in Hand damit hat sich an der dorsalen Wand das Hinterhirn in Gestalt einer Querfalte angelegt (*Hh*). Der Boden des Mittelhirns ist in Folge der starken Scheitelknickung dorsalwärts gerückt, so dass der *Aquaeductus Sylvii* ein relativ enges Lumen aufweist. Das Vorderhirn hat seine ventrale Lage verlassen und ist in Folge der starken Veränderung des Brückenbeugewinkels dorsal verschoben. Legt man Längsschnitte (Fig. 17) durch das Hirn auf dieser Entwicklungsstufe, so erscheint die Verdickung der Hirnsubstanz besonders am Boden des Hirns; doch haben auch die Wände aller Hirnbläschen Verdickungen erfahren. In der bereits deutlich entwickelten weißen Substanz treten Faserzüge und Kommissuren auf, wie Fig. 17 andeutet.

Die *Ратке'sche* Tasche hat sich von der Mundhöhle vollständig abgelöst und dem Boden des Trichters ventral angelegt. Eine genauere Besprechung erfordert noch die Veränderungen, welche mit dem Zwischenhirndach vorgegangen sind, da ein Verständnis für die definitive Ausbildung dieser Region nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege möglich ist. Die erste Anlage der Falte, aus welcher die Zirbel entsteht, haben wir schon auf dem II. Stadium kennen gelernt (*EfI*). Ich verweise hier noch auf den Medianschnitt durch ein Hirn von *Salamandra maculosa* (Fig. 22), welcher ebenfalls die Zirbelfalte zeigt (*EfI*) und außerdem noch eine tiefe vordere Einsenkung (*AfI*); diese Einsenkung wird in der Folge zur hinteren Wand des Adergeflechtknotens, ganz so wie die Zirbelfalte zur hinteren Wand der Zirbel wird. In zweiter Linie bildet sich dann eine vordere Zirbelfalte (*EfII*), welche mit der ersten zusammen später die Zirbel vom Zwischenhirndach abschnürt; ferner eine vordere Adergeflechtfalte, welche zur Anlage der *Plexus chorioidei laterales* wird (Fig. 9 *AfII*), indem sie das Hirndach vor sich her in die ersten Ventrikel treibt. Entgegen *OSBORN* (25, p. 59), welcher die *Commissura superior* als Grenze des Vorder- und Zwischenhirn-

daches annimmt, glaube ich, es sei wohl richtiger, dass die erste tiefere Einschnürung, die am Hirndach auftritt, nämlich die hintere Adergeflechtfalte als Grenze gelte, wenn überhaupt möglich ist, eine solche zu bestimmen und nicht eine Kommissur, welche erst später auftritt. Dazu kommt noch, dass, wenn wir die Commissura superior als Grenze gelten ließen, die Ganglia habenulae nothwendig zum Vorderhirn gezählt werden müssen, da sie vor besagter Kommissur liegen. Fig. 17 stellt nur die Fortsetzung der Entwicklung der geschilderten vier Falten dar, mit der kleinen Modifikation, dass die Zirbel nicht wie bei Salamandriden kuchenartig, sondern bläschenartig ist; die hintere Adergeflechtfalte beginnt hier zu dem Plexus chorioideus medius auszuwachsen, und der Adergeflechtknoten knäuel sich auf. Die Plexus der Hirnhemisphären aber spalten sich je in zwei Stämme, von denen der eine sich gegen das Zwischenhirn ausstreckt und in der Folge zuerst sich in Zweige spaltet, indess der andere in den Hemisphärenventrikel eindringt und sich sodann in zwei Zweige spaltet, einen nach rückwärts umbiegenden, welcher den Ventrikeltheil des Temporalappens und einen, welcher das übrige Vorderhirn versorgt.

Stadium IV. Das Hirn der letzten Etappe einer Ichthyophislarve stellt Fig. 19 dar. Die Larve hat bereits ihre Kiemen abgeworfen und schickt sich an, sich in die Erde einzubohren. Demgemäß hat der Kopf eine breite meißeartige Form angenommen, welche ihn zum Graben im Boden befähigt. Als Ausdruck dieser Depression des Kopfes macht sich eine allgemeine Abplattung des Hirns geltend. Diese Abplattung lässt sich etwa beurtheilen, wenn man zwei zu einander senkrechte Linien in der Medianebene wählt, von denen die eine die Trichterregion mit der höchsten Stelle des Mittelhirns und die andere das Nachhirn mit der vordersten Stelle des Vorderhirns verbindet. Dann gelten für die beiden Linien und für Stadium III und IV folgende Proportionen:

	Mh. Tr.	Nch. Vh.	Approxim. Verhältn.
Stadium III . . . . .	3 cm	5,5 cm	4 : 2
Stadium IV . . . . .	2,5 cm	9,3 cm	4 : 3,7

Dagegen ließe sich etwa einwenden, dass das Vorderhirn, welches an Volumen und Länge bedeutend zugenommen hat, zu Ungunsten der zweiten Proportion den Ausschlag gebe. Messen wir also die Längslinie nur vom Nacken zum Corpus callosum, so ergibt sich immer noch für Stadium III das Verhältniß 4 : 4,25, und für Stadium IV 4 : 2,2, was wohl die Abplattung hinreichend illustriren wird.

Am Hirndache haben vom III. zum IV. Stadium weitere Zusammenschiebungen stattgefunden. So ist an der Commissura posterior

eine starke Falte entstanden, welche Mittelhirn und Zwischenhirn trennt; als weitere Falten sind das Hinterhirn und die Plexus chorioidei des IV. Ventrikels zu verzeichnen; am ersteren unterscheiden wir deutlich ein Cerebellum und ein Velum medullare posterius, dessen laterale dorsale Partien reich gefältelt sind. Am Boden des Hirns ruft dieselbe Ursache, welche das Zusammenschieben der Decke veranlasst, eine Zugwirkung hervor; so wird der Trichter (I) unter der Brücke hervorgezogen und der ganze Zwischen- und Vorderhirnboden dehnt sich in die Länge; die Brückenbeuge spitzt sich stark zu und der Mittelhirnboden rückt nach hinten. Die Nackenbeuge kommt auf Medianschnitten kaum mehr zur Geltung.

Die Plexus des Zwischen- und Vorderhirns, welche ja bei Ichthyophis eine besonders reiche Entfaltung erfahren, sind inzwischen zu lang verzweigten Büscheln ausgewachsen. Der unpaare Plexus chorioideus medius nimmt den ganzen dorsalen Theil des III. Ventrikels ein und erstreckt sich bis hinter die Commissura posterior. Der Adergeflechtknoten hat unter Theilnahme der Pia eine Ausdehnung erreicht, wie sie bei erwachsenen Tritonen vorkommt. Die Plexus der Hemisphären haben zuerst ihre gegen den III. Ventrikel gerichteten Stämme ausgebildet; diejenigen des I. und II. Ventrikels haben durch Abgabe dorsal gerichteter Zweige die Form von »hirschgeweihähnlichen Körpern« (RATHKE) angenommen.

Interessant ist die Entwicklung der Hypophyse. Wir haben oben gesehen, dass sie beim erwachsenen Thier durch einen feinen Stiel des weit hinten liegenden nervösen Antheils noch mit der Trichterwand in Verbindung stand. Im Stadium der Larve zieht sich der Trichter zu einer dünnen Spitze aus, welcher der drüsige Theil ventral anliegt. Von einer Marksubstanz sind erst wenige Spuren in Gestaltspärlicher Granulationen vorhanden. Zu Ende der Larvenperiode legt sich dann die dorsale Wand des Trichters an die ventrale dicht an und reducirt so das Lumen des Trichters. Zu einer eigentlichen Ablösung des nervösen Antheils der Hypophyse kommt es aber nicht und ich glaube, entgegen der üblichen Ansicht, wenigstens für Ichthyophis behaupten zu müssen, dass die Fibrillen, welche vom nervösen Theil der Hypophyse nach der Trichterwand hinstrahlen, nicht bindegewebiger Natur sind, sondern Fasern der Stützsubstanz aus der Trichterspitze des embryonalen Hirns. Das Vorderhirn erhält seine Ausbildung wesentlich während der Larvenzeit. Es gliedern sich die Lobi olfactorii ab; der Temporallappen nimmt allmählich an Volumen zu und lässt schon auf dieser Stufe seine ventrale Ecke erkennen. Auch die histologische Differenzirung ist schon weit gediehen; so macht sich z. B. das Corpus striatum durch eine lockere



Anordnung seiner Zellen bemerkbar; ferner sind beim Eintritt des Olfactorius Glomeruli entstanden (vgl. Fig. 31 *gl*).

Die Veränderungen, welche bis zur Ausbildung des Hirns beim erwachsenen Thiere stattfinden, bestehen hauptsächlich in Massenzunahme; außerdem aber in einer Art von Milderung der Formen: das Hirn nimmt im Verhältnis zur Länge an Höhe wieder etwas zu; so steigt auch wieder der Winkel der Brückenbeuge. Das Zwischenhirn aber wird durch den immer größer werdenden Adergeflecht-knoten in die Tiefe gedrängt und von dessen hinterem Ende überlagert.

Werfen wir vergleichsweise noch einen Blick auf die Entwicklung des Hirns bei Urodelen (wobei nur vorausszuschicken ist, dass sie bei den verschiedenen zugänglichen Formen kaum verschieden ist) so lassen sich z. B. auf frühen Stadien die Gehirne vom Axolotl und Salamandra von denen des Triton höchstens durch ihre Umgebung (Dotter, Bindegewebe) unterscheiden. Während bei Ichthyophis eine Nackenbeuge und die Brückenbeuge sehr stark entwickelt ist, vermissen wir die erstere bei Urodelen vollständig und die Brückenbeuge überschreitet überhaupt nie den Winkel, welchen Ichthyophis schon auf unserm II. Stadium erreicht (Fig. 7, 8, 9). In Folge davon kommt es bei Triton und den anderen Urodelen auch nie zu dieser Verengung des Aquaeductus Sylvii. Ferner bleiben die Falten des Hirndaches hinter denen von Ichthyophis zurück. OSBORN's Fig. 7 nach zu urtheilen scheint bei Cryptobranchus sogar die Brückenbeuge zu fehlen und der Hirntrichter zeit lebens auf der Entwicklungsstufe stehen zu bleiben, wie wir sie von der ausgewachsenen Ichthyophislarve geschildert haben.

Die Entwicklungsgeschichte des Hirns, und wohl auch des Kopfes, von Ichthyophis zeigt also, dass wir es auf den ersten Stufen embryonaler Entwicklung mit einer weitgehenden Anlehnung an Verhältnisse zu thun haben, wie sie bei höheren Vertebraten allgemein vorhanden sind. Das Maximum der Ähnlichkeit fällt in die Zeit zwischen unser Stadium II und III. Zur Zeit, wo die Ichthyophislarve im Wasser lebt, findet dann eine, als Rückbildung zu deutende, Abflachung der einzelnen Hirntheile statt; zu stärkerer Entfaltung gelangt indess das Vorderhirn und besonders die Lobi olfactorii, deren Entwicklung mit der Ausbildung einer complicirten und hoch organisirten Nasenhöhle Schritt hält, während andererseits der Opticus mit der Verkümmern der Augen, also erst zu Beginn des Landlebens reducirt wird.

#### Hirnnerven.

Was die Hirnnerven anlangt, so haben J. G. FISCHER (3, p. 40 ff.), WIEDERSHEIM (40, p. 64 ff.) und WALDSCHMIDT (18, p. 467—470) den-

selben ihre Aufmerksamkeit geschenkt und namentlich ihren peripheren Verlauf beschrieben, auf welchen ich in vorliegender Arbeit nicht eingehe, da ich es für zweckmäßiger halte, die Nervenverzweigungen mit den Muskeln zusammen zu behandeln. Spärlicher und unsicherer ist die Beschreibung der Hirnnervenaustritte und des centralen Verlaufes ausgefallen, so finde ich z. B. keine sicheren Angaben über die Zahl der Vaguswurzeln von *Ichthyophis*. Dass ferner ein *Acusticus* existire, haben erst in neuester Zeit P. und F. SARASIN (19, p. 245) sicher behauptet und seinen peripheren Stamm abgebildet; dagegen haben sie als außer dem Rahmen ihrer Arbeit stehend, seinen centralen Verlauf nicht verfolgt. Allerdings sind gerade für die Hirnnerven besondere Konservierungsmethoden nöthig, zumal da Deformirungen des Hirns bei einem so harten Schädel, wie ihn *Ichthyophis* besitzt, und Losreißen der Nervenwurzeln nur durch besondere Behandlung vermieden werden können. Wenn ich daher darauf angewiesen bin, manche Bilder von Larven zu geben, wo man sie lieber vom erwachsenen Thier gehabt hätte, so darf ich vielleicht die bessere Konservierung der histologischen Elemente bei Larven, sowie die größere Übersichtlichkeit ihrer Anordnung als Entschuldigung geltend machen.

### Olfactorius und Geruchsorgan.

WIEDERSHEIM, welcher entdeckte, dass die Gymnophionen einen doppelten Riechnerven besitzen, glaubte in diesem Umstande einen wichtigen Unterschied von allen anderen Amphibien erkennen zu sollen; er ging sogar so weit, dass er die morphologisch unbedingt sensible Natur dieses Nerven in Frage stellte und ihn mit einem Spinalnerven verglich. Des Weiteren spricht er sich dahin aus (14, p. 334), der Olfactorius der Urodelen entspreche in allen seinen Beziehungen zum Vorderhirn entschieden dem unteren Zweige des Riechnerven bei Anurenlarven und Gymnophionen.

Seither ist durch P. und F. SARASIN (19, p. 175—193) das Geruchsorgan von *Ichthyophis glutinosus* einer eingehenden Bearbeitung unterworfen und die Frage der Duplicität des Olfactorius in so fern ihrer Lösung genähert worden, als die beiden Forscher, gestützt auf Vergleichung ihrer Befunde mit denen von LEYDIG, ECKER und J. G. FISCHER an Anuren und Schlangen zu der Ansicht gekommen sind, dass die beiden Olfactorii der Gymnophionen den beiden Olfactoriusästen jener Thiere zu homologisiren seien. Diese Auffassung gründete sich namentlich auf die Thatsache, dass hier wie dort der ventrale Olfactoriusast das JACOBSON'sche Organ innervirt. Bei dieser Gelegenheit sprachen sie die Ansicht aus, es könnte der von BLAUE (13, Fig. 33) für eine Sala-

manderlarve und der von BORN (8) für den erwachsenen Triton abgebildete Divertikel des Nasenraums dem JACOBSON'schen Organ<sup>8</sup> der Gymnophionen homolog sein. P. 187 sagen sie: »Wenn eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung bestätigen sollte, dass der von BLAUE gezeichnete, wie es scheint mit Sinnesepithel ausgestattete Divertikel wirklich die Anlage eines JACOBSON'schen Organs darstellt und wenn ferner der daraus hervorgehende Nasentheil des erwachsenen Salamanders bloß einen niedrigen Epithelbelag trägt, dann würde Salamandra von Formen abzuleiten sein, denen ursprünglich ein JACOBSON'sches Organ zukam.«

Diese Äußerung legte mir nahe, zu untersuchen, ob die vermuthungsweise als JACOBSON'sches Organ gedeutete Bucht bei Salamandern wirklich in ihrer Entwicklung derjenigen von Ichthyophis gleiche und ob sie den dazu nöthigen Erfordernissen entspreche. Als fernere Aufgabe stellte ich mir die, den Olfactorius von Ichthyophis mit demjenigen der Salamander auch entwicklungsgeschichtlich zu vergleichen; wenn ich dabei nicht *Salamandra maculosa*, sondern *Triton alpestris* als Vergleichsobjekt wähle, so geschieht es desswegen, weil gerade die hier in Betracht kommenden Stadien von *Salamandra* am schwersten zu beschaffen sind. Dass große Differenzen zwischen den Land- und Wassersalamandern in Hinsicht auf das Geruchsorgan bestehen dürften, ist, wie mir scheint, um so weniger zu erwarten, als die Übereinstimmung zwischen *Triton* und *Ichthyophis* sich als überaus weitgehend herausstellen wird.

Fig. 23 und 24 geben zwei auf einander folgende Schnitte durch die Nasenhöhle einer Tritonenlarve von 42 mm Länge wieder. Die Riechschleimhaut (*Rschl*) ist nur in ihren unteren Partien angegeben; ihr Querschnitt ist im Ganzen ein nierenförmiger, während, in Folge der verschiedenen Wanddicke der Riechschleimhaut der Querschnitt der Nasenhöhlung (*nh*) gestreckter und von der Form eines Blattes ist, dessen Spitze dorsal gerichtet ist und dessen Stiel ventral gegen die Medianebene hin umbiegt; mit anderen Worten: die Nasenhöhle hat in dem durch untere Schnitte getroffenen Bereiche eine feine ventral und median gerichtete blinde Ausstülpung (*jd'r*), welche sich von der übrigen Riechschleimhaut durch ein niedrigeres Epithel unterscheidet. Mit starken Systemen lässt sich ferner erkennen, dass die gesammte ventrale Gegend der Schleimhaut Nervenfasern entsendet, welche sich zum ventralen Olfactoriusast (*Olf.v.*) zusammenthun. Eine Parallele zur Medianebene habe ich mit *m* bezeichnet, um das Verständnis der Stellungenänderungen der Nasenhöhle zu erleichtern.

Suchen wir auf einem späteren Stadium den beschriebenen



Divertikel der Nasenhöhle wieder und wählen wir hierzu eine Tritonenlarve von 18 mm, so zeigt sich, dass die gesamte Nasenhöhle eine Verschiebung in ihrer Lage zur Medianebene erfahren hat, und zwar so, dass ihre ventrale Partie in lateraler Richtung ausgewichen ist (Fig. 25). Der oben beschriebene Divertikel hat sich zu einer mit reichlichem Sinnesepithel ausgekleideten Bucht erweitert; (*jo*) sein blindes Ende ist auf dem Stadium eines einschichtigen Epithels verblieben und hat sich zu einem nach der Medianebene gerichteten Drüsenschlauch entwickelt (*jdr*). Ein Vergleich unserer Fig. 25 mit Fig. 26 und 28 auf Taf. XVII des SARASIN'schen Werkes scheint mir die Identität mit der als JACOBSON'sches Organ bezeichneten Bildung vollständig darzuthun; auch wird wohl kaum zweifelhaft sein, dass der dort als JACOBSON'sche Drüse bezeichnete Anhang der Riechschleimhautbucht mit unserer drüsenartigen Bildung identisch ist. Ferner ist das fragliche Gebiet der Riechschleimhaut hier wie dort vom ventralen Olfactorius innerviert. Ich halte mich also für berechtigt, die geschilderte Bucht, dem Vorgange der SARASIN folgend, als JACOBSON'sches Organ aufzufassen.

Es gilt nun noch die weitere Entwicklung des JACOBSON'schen Organs und seiner Drüse zu verfolgen. Zunächst zeigt Fig 26 seine Beschaffenheit bei einem Triton gegen Ende des larvalen Lebens. Der ganze Geruchssack ist in dorsoventraler Richtung etwas komprimirt, so dass der lateralmediane Durchmesser jetzt den dorsalventralen an Länge übertrifft: ein Verhältnis, das in der Folge noch stärker zum Ausdruck kommt. Das JACOBSON'sche Organ hat sich immer mehr nach der Seite hin verschoben und weist immer noch ein reich entwickeltes Sinnesepithel auf, das dem übrigen gleich kommt. Auch der ventrale Olfactoriusast lässt seine Beziehungen zum JACOBSON'schen Organ und zum Boden der Nasenschleimhaut noch deutlich erkennen. Die JACOBSON'sche Drüse hat sich in die Länge gestreckt und beginnt sich zu verzweigen.

Leider steht mir kein Präparat aus der Zeit der Metamorphose zu Gebote, welches die Umwandlung der hochorganisirten Nasenschleimhaut in diejenige Form erkennen ließe, wie sie das definitive Thier aufweist. Eine Abgliederung in Sinnesknospen findet schon gegen Ende der Larvenperiode statt, doch fällt ihre Abrundung, wie so viele andere Differenzirungen in die Zeit der Metamorphose. Dazu kommen die BOWMAN'schen Drüsen, welche namentlich am dorsalen Übergange der Riechschleimhaut ins JACOBSON'sche Organ gruppiert sind. Dieses selbst ist an Entfaltung hinter der Riechschleimhaut zurückgeblieben und kommt ihr schon an Dicke der Wandungen nicht gleich. Immerhin bleibt das Sinnesepithel wie es war, doch findet keine Zusammenfassung zu Sinnesknospen statt, was ein Zurückbleiben im Vergleich

zur übrigen Nasenschleimhaut bedeutet. Die JACOBSON'sche Drüse bildet an der Basis des Geruchssackes ein reichverzweigtes Astwerk und zeigt im Übrigen ein von der dorsalen Nasendrüse nicht abweichendes Gepräge.

Um die große Ähnlichkeit nachzuweisen, welche zu gewissen Zeiten zwischen der Form des Geruchssackes bei Ichthyophis und Triton besteht, habe ich in Fig. 28 die Abbildung eines Modelles wiedergegeben, welches den linken Geruchssack einer 48 mm langen Larve von Triton alpestris veranschaulicht. Man vergleiche damit Fig. 34 Taf. XVII des SARASIN'schen Werkes und es wird kein Zweifel mehr über die Homologie des JACOBSON'schen Organs bei Ichthyophis und Triton bestehen. In beiden Bildern erscheint es als S-förmig gekrümmter Schlauch (*jo*), welcher vor der Choane von der Nasenhöhle abzweigt und in schwachem Bogen sich medianwärts richtet, um auf halbem Wege zur Nasenöffnung blind zu endigen. Die Drüse ist dabei weggelassen, kann aber leicht mit Hilfe von Fig. 25 zgedacht werden. Zur Kontrolle habe ich auch den Geruchssack eines späteren Stadiums von Triton rekonstruiert und finde, dass die Unterschiede gegenüber Ichthyophis nur untergeordneter Natur sind; bei Triton ist der ganze Geruchssack etwas weniger flach gedrückt, überhaupt schwächer ausgebildet, ferner mündet der Thränennasengang bekanntlich weiter vorn und nicht wie bei Ichthyophis ins JACOBSON'sche Organ; auch fehlt Triton der von P. und F. SARASIN bei Ichthyophis entdeckte Choanenschleimbeutel. Doch wird keiner dieser drei Punkte von wesentlicher Gefahr für obige Deutung des JACOBSON'schen Organs sein.

Wir kommen nun zum zweiten Punkte, den wir am Anfang dieses Abschnittes erwähnt haben: dem Verlauf des Olfactorius zwischen Nasenschleimhaut und dem Lobus olfactorius des Hirns. Urodelen sind leider für Untersuchung der Histiogenese des Olfactorius ein wenig günstiges Objekt und ich nehme einstweilen an, dass der von HIS und von KÖLLIKER für Säugethierembryonen beobachtete Entwicklungsmodus der Nervenfasern des Olfactorius in centripetaler Richtung auch wohl für niedere Wirbelthiere gelte. In Fig 29 und Fig 30 bilde ich zwei Schnitte ab, welche in vertikaler Richtung parallel der Medianebene durch Vorderhirn und Nasengrube eines Ichthyophisembryo, III. Stadium, geführt sind. Der Schnitt Fig. 30 ist um einige Schnitte lateral von Fig. 29. Auf dem ersteren ist der ventrale, auf dem letzteren der dorsale Olfactoriusast getroffen. Beide verlaufen zu derselben Vorwölbung am Vorderhirn und es ist höchst beachtenswerth, dass hier der Eintritt der Olfactoriusäste an einen relativ entfernten Punkt des Vorderhirns verlegt ist, während doch bei Säugethieren der Olfactorius in die der

Riechschleimhaut zunächst liegenden Gebiete einzutreten pflegt. Wenn also an eine Vergleichung des Olfactorius zu denken ist, ganz abgesehen von der Frage, ob eine solche Homologisirung überhaupt für das prä-chordale Hirn zulässig sei oder nicht, so ist einzig denkbar, dass man beide Olfactoriusäste mit einer sensiblen Wurzel vergleiche, ohne dass man, mit WIEDERSHEIM (14, p. 334) für jede derselben einen besonderen Entwicklungsmodus annimmt.

Im Laufe der weiteren Entwicklung von *Ichthyophis* wird nun der Geruchssack aus seiner ventralen und lateralen Lage in dorsaler Richtung verschoben, und er nimmt, kraft seiner mächtigen Ausdehnung, fast den gesammten Raum zwischen Schnauzenspitze und Vorderhirn ein, so dass ihn bei der ausgewachsenen *Ichthyophis*larve nur das Ethmoïd und die Dura mater vom Vorderhirn trennt (Fig. 34). Dorsal und ventral von der Riechschleimhaut verläuft je ein Olfactoriusast (*Olf. d* und *v*); beide treten getrennt in den Lobus olfactorius ein. Bei genauerer Verfolgung der Olfactoriusfasern aber macht sich eine auffallende Anordnung derselben innerhalb des Lobus olfactorius bemerkbar. Die dorsalen Fasern treten nicht nur in den dorsalen Theil des Lobus olfactorius ein, sondern ein Theil derselben zieht in S-förmiger Krümmung in den ventralen Theil des Lobus olfactorius; eben so entsendet der ventrale Olfactoriusast Fasern sowohl nach dem Boden, als auch nach dem Dache des Lobus olfactorius. Hierdurch entsteht ein System von gekreuzten und ungekreuzten Fasern, wobei gewöhnlich nicht einzelne Fasern einander kreuzen, sondern größere Faserbündel sich durchflechten, so dass Bilder zu Stande kommen, wie wir sie vom Chiasma nervorum optico-rum bei Reptilien kennen. KÖPPEN (22, p. 25) scheint auch gesehen zu haben, dass die Auflösung der Olfactoriuswurzeln beim Frosch, nach ihrem Eintritt ins Hirn, sich zu Bündeln gruppirt, gegenseitig durchweben. Ich muss noch zufügen, dass in dem eben geschilderten Stadium der Larve die Glomeruli (*gl*) auftreten und die einzelnen Faserbündel von einander trennen.

Fassen wir zum Vergleich mit *Ichthyophis* die Entwicklung des Olfactorius bei *Triton alpestris* ins Auge, so begegnen wir Verhältnissen von frappanter Ähnlichkeit. Fig. 32 stellt einen Querschnitt durch Vorderhirn und einen Theil der Nasengrube dar, zwischen beiden spannt sich der Olfactorius aus, dessen Äste schon ein ansehnliches Kaliber erreicht haben. Bei näherer Betrachtung sieht man aufs klarste, dass ein ventraler und ein dorsaler Ast aus gesonderten Gebieten entspringend unter gegenseitiger Kreuzung in denjenigen Theil des Vorderhirns eintreten, der sich später als Lobus olfactorius abhebt. Der Verlauf der Fasern beider Äste lässt sich bei Anwendung eines Färbe-



mittels, das auch marklose Nervenfasern färbt (DELAFIELD'sches Hämatoxylin oder Bleu de Lyon), sowie auch an der Richtung der Kerne konstatiren: vom dorsalen Ast biegt ein Theil der Fasern dorsal um, ein anderer Theil ventral; dem entsprechend entsendet der ventrale Olfactoriusast einen Theil ventral, den anderen dorsal ins Vorderhirn. Auch die Durchflechtung größerer Faserbündel, wie sie bei Ichthyophis vorkommt, vermissen wir hier nicht. Ein kleines rautenförmiges Feld zwischen der Kreuzungsstelle der Olfactoriusäste und der weißen Substanz des Vorderhirns ist dadurch zu Stande gekommen, dass der abgebildete Schnitt nicht absolut genau mit der Ebene des Chiasma zusammenfällt. Mutatis mutandis wird es aber nicht schwer fallen diese Figur auf Fig. 34 zu beziehen.

Aus diesem Verhalten des Olfactorius bei der Tritonlarve ist allein dasjenige des erwachsenen Thieres und der älteren Larve zu begreifen. Auch bei Triton verschiebt sich, wie bei Ichthyophis, der Geruchssack mit der Entwicklung des Kopfes. Während er bei der eben beschriebenen jungen Tritonenlarve dem Vorderhirn ziemlich nahe lag (in noch früheren Stadien liegt er ihm dicht an und presst sogar eine Vertiefung ein), hat er, wie Fig. 33 zeigt, zu Ende der Larvenperiode einen beträchtlichen Abstand erreicht. Die Olfactoriusäste verlaufen auf eine geraume Strecke durch zartes Gallertgewebe und empfangen daher kleinere Ästchen auch noch beim Eintritt in die Schädelhöhle, hier liegen sie, obwohl streng gesondert, einander eng an und beginnen alsbald sich in der oben beschriebenen Weise zu verflechten.

In Fig. 34 habe ich noch den Olfactorius eines ausgewachsenen Triton taeniatus abgebildet; hier wie in der vorhergehenden Figur fallen die vertikalen Längsschnitte so, dass der Olfactorius in ihrer Ebene liegt, was von der schon besprochenen Lageveränderung der Nasenhöhle in Bezug auf das Vorderhirn seinen Grund hat.

Ich glaube also, durch vorliegendes Material gezeigt zu haben, dass in Hinsicht auf den Olfactorius zwischen Ichthyophis und Triton kein fundamentaler Unterschied besteht, wie WIEDERSHEIM annahm, sondern dass der Unterschied ein gradueller ist, bedingt durch die Verschiedenheit im Aufbau des Kopfes, in erster Linie des Geruchsorgans. Auch der Umstand, dass bei *Pipa dorsigera* (3, Taf. II, Fig. 4) und *Salamandra maculosa* ein doppelter Olfactorius vorhanden ist, spricht für diese Auffassung des Olfactorius. Bei Ichthyophis fällt die Wand des Schädels dicht zwischen Geruchssack und Vorderhirn; bei dem weniger koncinn gebauten Triton trifft sie den Verlauf des Olfactorius weiter hinten. In beiden Fällen tritt zu gewissen Zeiten eine halbchiasmatische Anordnung der Olfactoriusfasern mehr oder weniger deutlich zu

Tage. Ein Grund zur Annahme einer verschiedenen Entstehungsweise lässt sich also nicht finden, und die einzige morphologisch berechtigte Spekulation kann die sein, dass in beiden Fällen der Olfactorius sich wie eine sensible Nervenwurzel verhalte.

### Die Augenmuskelnerven.

Bei Triton sind alle drei Augenmuskelnerven vorhanden und verhalten sich genau so, wie STIEDA für den Axolotl angegeben hat. Wenn daher OSBORN's Abbildung (Fig. 6) exakt ist, so ist die Austrittsstelle für den Abducens variabel; denn OSBORN verlegt ihn in oder sogar vor das Trigeminusgebiet, während ich mit STIEDA seinen Kern und seine Austrittsstelle hinter dem Facialisgebiet unweit der Medianebene finde; von da verläuft er schief nach vorn, um ins GASSER'sche Ganglion einzutreten; doch konnte ich eine Verbindung seiner Fasern mit Ganglienzellen nicht finden.

Der Trochlearis ist bei Triton sehr zart, doch konnte ich die Kreuzung seiner Fasern am Isthmus sowie seinen Austritt beobachten, wie ihn OSBORN und STIEDA beschreiben. Bei Ichthyophis ist es mir eben so wenig wie WIEDERSHEIM und WALDSCHMIDT gelungen den Trochlearis und den Abducens aufzufinden; aber ich möchte nicht bestreiten, dass sie an Material, welches eigens zum Zweck von Nervenuntersuchung konserviert wäre, könnten gesehen werden, und glaube es seien einstweilen aus dem Umstande, dass diese beiden Nerven bis jetzt noch nicht zur Beobachtung gelangten, keine weiteren Schlüsse zu ziehen.

Der Oculomotorius entspringt unmittelbar vor dem Isthmus. OSBORN (25, p. 70) sieht die Commissura posterior in der Nähe des Oculomotoriuskerns enden und glaubt, dass ihre Fasern in die betreffenden Ganglienzellen eintreten. Mir ist an Präparaten, die nach sorgfältigen Methoden (PAL, DELAFIELD) behandelt waren, nicht gelungen, mich von der Richtigkeit dieser Auffassung zu überzeugen; vielmehr scheint mir die Commissura posterior ende in Zellen, welche den Oculomotorius umgeben. Bei Ichthyophis sah ich besonders an Larven diesen Nerven in der von WALDSCHMIDT beschriebenen Weise (18, p. 468) verlaufen und habe jener Beschreibung nichts Neues beizufügen.

### Trigeminus.

Der Trigeminus von Triton stimmt vollständig in seinen Wurzeln mit dem von Cryptobranchus überein, wie ihn OSBORN für dieses Thier beschrieben hat. Dagegen ist der Trigeminus bei Ichthyophis wesentlich stärker als bei anderen Amphibien entwickelt. Sein motorischer Kern ist aus einer langen Reihe großer Ganglienzellen gebildet,

welche die ganze Vorderseite der Brückenbeuge ausfüllen. Der zahlreichen Faserkreuzungen wurde schon bei der Hirnbeschreibung gedacht, und eben so des mächtigen Mittelhirntrigeminuskerns.

Außer diesen beiden motorischen Kernen nehmen am Trigeminus Theil: 1) eine aufsteigende Wurzel, welche vom Rückenmark herkommend, der dorsallateralen Kante entlang zieht, um die eine sensible Wurzel zu bilden, und 2) eine sensible Wurzel, die ihre Endstation in der lateralen Wand der Brücke hat.

### Acustico-facialis.

Der Besprechung der einzelnen Kerne und Wurzeln muss ich hier einige Beobachtungen über eine Bahn vorausschicken, welche von jeher besonderes Interesse erregte: die gekreuzten MÜLLER'schen Fasern (*Mll*) und ihre größte Vertreterin, die MAUTHNER'sche Faser (*MF*). Ich bin leider auch nicht im Stande definitiv ihre Relationen zu den Acusticuswurzeln festzustellen, doch glaube ich, auf einige mit dem Wechsel des umgebenden Mediums Hand in Hand gehende Veränderungen der MAUTHNER'schen Faser und der dazu gehörigen Zelle hinweisen zu müssen. Zunächst muss ich konstatiren, dass die MAUTHNER'sche Faser stets nur bei Larven von Amphibien durch erhebliche Größe sich auszeichnet. So besitzt sie der Axolotl (7, p. 292) und alle Tritonenlarven; außerdem unterscheidet sie sich auch bei Teleostiern (MAYSER) und Petromyzon (AHLBORN) durch ihre Größe von den übrigen MÜLLER'schen Fasern. Andererseits bleibt sie an Größe zurück bei dem derotremen *Cryptobranchus* und bei den nur kurze Zeit im Wasser lebenden Larven von *Salamandra* und *Ichthyophis*. Beim erwachsenen Triton behält die Faser ihr starkes Kaliber, doch zeichnet sich die zugehörige Zelle nicht mehr so durch Größe vor den umgebenden großen Ganglienzellen aus. Ich glaube, dass dieser Variabilität im Vorkommen der MAUTHNER'schen Faser eine mit dem umgebenden Medium zusammenhängende Veränderung zu Grunde liege. Freilich kann ein Entscheid erst dadurch herbeigeführt werden, dass man andere Verfahren, als die für diesen Fall ungenügenden Färbungen anwende. In Fig. 38 gebe ich einen halben Querschnitt durch die Medulla oblongata einer ausgewachsenen Larve von *Triton cristatus*, wobei gerade diese große Zelle (*Rz*) getroffen wurde. Mir scheint, dass ihre Protoplasmaausläufer nach der eintretenden zweiten Acusticuswurzel ausstrahlen, indess der Achsencylinder der Medianebene zuläuft, um in scharfem Bogen sich mit dem der entgegengesetzten Seite zu kreuzen. In der Umgebung dieser Riesenzelle liegen noch mehrere große Ganglienzellen, welche ihre Fasern zum Theil gekreuzt, zum Theil ungekreuzt als ventrale Facialiswurzel austreten lassen. Ventral von



der großen Zelle und meist aus MÜLLER'schen Fasern gebildet, zweigt die dritte und vierte Acusticuswurzel ab (*VIII 5 u. 4*), und ventral von diesen Wurzeln ist auf dem Querschnitt die aufsteigende Trigeminiwurzel getroffen. Ferner treten am dorsallateralen Rande der Oblongata die sensible Facialiswurzel ein (*VII 2*), und eine (oder zwei) motorische Facialiswurzeln aus (*VII 1 u. 1 ?*).

In Fig. 35 habe ich einen Querschnitt durch den Rand der Medulla oblongata einer Ichthyophislarve abgebildet, auf welchem verschiedene Wurzeln des Acusticus und Facialis zu sehen sind. Beginnen wir ventral, so begegnen uns zuerst die dritte und vierte Acusticuswurzel (*VIII 5, 4*), welche sich durch engere Gruppierung und stärkere Achsen-cylinder deutlicher erkennen lassen, als die übrigen Acusticuswurzeln, von denen unser Schnitt zwei trifft. Das Acusticusganglion (*Gg VIII*) erscheint als ovale der Medulla oblongata dicht anliegende Masse; auf demselben Schnitt ist die Macula sacculi (*M.sc.c*) getroffen, und man sieht am Boden derselben deutliche Nervenfasern verlaufen, welche kurz abgeschnitten sind. Um ihren Zusammenhang darzuthun, bilde ich in Fig. 36 einen etwas weiter vorn liegenden Schnitt ab, woselbst der Verlauf des Ganglions und sein unstreitiger Zusammenhang mit der Macula sacculi besser zu sehen ist. Vom Facialis ist auf Fig. 35 ein Theil des motorischen Kerns, und auf Fig. 36 die Fortsetzung desselben getroffen.

War es schon nach der schönen Beschreibung, welche P. und F. SARASIN (19, p. 207—221) von den peripheren Enden des Acusticus gegeben haben, kaum mehr zu bezweifeln, dass auch bei Ichthyophis ein Acusticus vorhanden sein müsse, so hielt ich mich doch für verpflichtet, diese Figuren wiederzugeben, welche zeigen, dass Ichthyophis, genau so wie Triton und Cryptobranchus vier Acusticuswurzeln besitzt, welche bei einigermaßen günstiger Konservierung (was allerdings bei Larven leichter möglich ist als bei erwachsenen Thieren) zu Tage treten. Auch die großen Ganglienzellen, welche mit dem Acusticus in irgend einer, noch nicht näher bekannten, Beziehung stehen, sind bei Ichthyophis vorhanden, so dass ich glaube, es liege keinerlei Grund vor, bei der starken Entfaltung der centralen Bahnen und Nuclei, deren Ausdehnung sogar zu einem besonderen Tuberculum acusticum Veranlassung giebt, eine Verkümmernng des Acusticus anzunehmen.

### Vagus-Glossopharyngeus.

An Tritonen lassen sich schon bei einer Körperlänge von 42 mm sieben Vaguswurzeln und drei Glossopharyngeuswurzeln erkennen, ganz so wie OSBORN (25, p. 61) für Cryptobranchus beschreibt. Diese Wurzeln

gruppieren sich später zu Ästen und zwar so, dass die drei Glossopharyngeuswurzeln zu einem vordersten, weit vorn entspringenden, Ast und die Vaguswurzeln zu drei das Ganglion direkt mit der Medulla oblongata verbindenden Ästen sich vereinigen. Hierbei verbinden sich die beiden vorderen sensiblen und die vorderste motorische Wurzel zu einem Aste, die vier übrigen Wurzeln je zwei zu einem motorischen Aste. Der letzte Ast erhält seine Fasern theils aus einer aufsteigenden motorischen Bahn (Fasciculus solitarius), theils aus einem ihm nahe gelegenen lateralen motorischen Kern; der vorletzte Ast aus lateralen und ventralen Ganglienzellen der Medulla oblongata; der vorderste Vagusast besteht aus einer mittleren motorischen Wurzel und aus zwei seitlichen, deren Fasern sich in dorsalen Gebieten auflösen. Der Glossopharyngeus entspringt aus den ihm zunächst liegenden motorischen Kernen und sendet einen sensiblen Theil seines vordersten Astes in dorsale Regionen.

Genau dieselben Verhältnisse, wie OSBORN sie bei *Cryptobranchus* sah und wie ich sie für Triton bestätigen kann, finde ich bei *Ichthyophis* wieder: drei Glossopharyngeuswurzeln; sieben Vaguswurzeln (Fig. 18), obschon ja sonst gerade dieses Nervengebiet am ehesten Schwankungen in Anzahl und Gruppierung ausgesetzt zu sein pflegt.

Das Vagusganglion, welches auch den Glossopharyngeus aufnimmt, zeigt schon auf frühen Entwicklungsstufen eine deutliche Sonderung in zwei Abtheilungen: 1) eine vordere mit relativ kleinen Zellen, deren Kern sich intensiv mit Karmin färbt, mit schwachem Leib; 2) eine hintere Abtheilung mit großen Ganglienzellen, deren Kerne blass bleiben und eher geneigt sind zur Aufnahme von Anilinfarbstoffen. Beiderlei Zellen sind in die von STRIEDA (7, p. 294) beschriebenen Bindegewebszellen eingehüllt. Bei *Ichthyophis* lässt sich in dem III. Stadium die Abschnürung eines Ganglions beobachten, welches vom Vagus in ventraler Richtung nach hinten sich ablöst: es wird später zu einem sympathischen, welches, ventral von dem mächtig entwickelten hinteren Theile des Vagusganglions liegend, mit ihm durch einen starken Nervenstamm verbunden ist.

### Schlussbemerkungen.

OSBORN (25, p. 56—59) bemüht sich in einem besonderen Abschnitt seiner an Beobachtungen reichen Arbeit, mit Hilfe der verschiedenen Kommissuren des Amphibienhirns eine Metamerie des Gehirns nachzuweisen, wobei die Kommissuren, sowie die durch sie geschiedenen Abtheilungen als homologe Bildungen resp. Abschnitte hingestellt werden. Abgesehen davon, dass eine so wichtige und komplizierte Frage, wie die Metamerie des Nervenrohres sich wohl kaum auf drei Seiten

dürfte abthun lassen, scheinen mir gerade die Amphibien aus Gründen, die schon lange von GEGENBAUR und HAECKEL ausgesprochen werden, so ziemlich das ungeeignetste Objekt zu sein, welches man den Anschauungen über die Urgeschichte des Kopfes könne zu Grunde legen. Um so mehr als bei näherer Betrachtung die von OSBORN stillschweigend als homolog angenommenen Kommissuren doch etwas sehr verschiedene Bildungen sind. So sagt z. B. OSBORN selbst von der »Commissura posterior« sie sei eigentlich gar keine Kommissur: »It has been stated, that the posterior commissure, which invariably marks the dorsal boundary between the dien- and mesencephalon, is not a commissure in the strict sense of the word, but consists of fibres from the two tegmental tracts decussating to the opposite side of the brain.« Dieses Resultat einer Untersuchung PAWLOWSKY's<sup>1</sup>, welches von v. MIHALCOVICS (9, p. 73 und 74) bestätigt wurde, beweist doch, dass wir es hier mit einem complicirten Fasersystem zu thun haben, welches sich nicht ohne Weiteres dazu benutzen lässt, als Scheidewand zwischen Neuromeren zu dienen. Warum sollen überhaupt gerade die Kommissuren einen so eminenten Werth für die Neuromerie haben? OSBORN legt großes Gewicht darauf, dass eben alle drei dorsalen Kommissuren zur selben Zeit entstehen, wie er beim Frosch will gesehen haben, p. 38: »These commissures develop nearly, if not quite, simultaneously with the anterior commissure, at the period immediately following the constriction of the neural tube into four vesicles.« Untersucht man aber die Bildung der Kommissuren vor der »Abschnürung in vier Bläschen«, so sieht man, dass die Comm. posterior zuerst auftritt und lange vor der Viertheilung des Hirns, zu einer Zeit, wo die ganze übrige Decke noch aus einem flachen Epithel besteht, gebildet wird. In zweiter Linie entstehen die Faserzüge des Cerebellum; dann die (ventral gelegene) Comm. anterior und erst zuletzt die Commissura superior. Allerdings musste OSBORN an einem Froschgehirn, das seinem Holzschnitt 2 entspricht, die drei dorsalen Kommissuren gesehen haben; doch ist dieses Stadium viel zu alt, um ihre Entstehung zu verfolgen. Ich habe schon oben darauf aufmerksam zu machen gesucht, welchen Schwierigkeiten wir uns aussetzen, wenn wir die Commissura superior als Grenze zwischen dem Zwischenhirn und Vorderhirn annehmen: die Ganglia habenulae würden ins Vorderhirn gelegt etc. Ist es denn nicht besser, die hintere Adergeflechtfurche, welche die erste tiefere Einsenkung des embryonalen Amphibienhirns ist, als Grenze anzunehmen, welche Auffassung auch mit den bisherigen Begriffen der Hirnanatomie im Einklange steht?

<sup>1</sup> Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.



Reichere Ernte als bei allen metamerentheoretischen Spekulationen am Hirn der Amphibien einzuheimsen ist, bietet wohl die Phylogenese. Zwar ist es sehr schwierig, die Momente des Hirnaufbaues nach ihrem theoretischen Werthe abzuschätzen, doch wird immer die Vergleichung der Gehirne verschiedener Gattungen und Arten uns einen gewissen Maßstab für die Vergleichung auch eines einzelnen Organ-systems abgeben dürfen. Wir haben gesehen, dass Schwankungen des Volumens einzelner Hirnabschnitte (Vorderhirn und Mittelhirn) innerhalb weiter Grenzen bei sonst nahe verwandten Arten vorkommen. Es dürfte also vielleicht wenig Gewicht auf die bloße Größe des Vorderhirns zu legen sein, da ja sogar auch der relativ embryonale Proteus ein Vorderhirn besitzt, das an Volumen dem von *Salamandra maculosa* oder *Triton viridescens* gleich kommt und andererseits *Triton helveticus* an relativem Volumen des Vorderhirns *Ichthyophis glutinosus* nahe steht. Wichtiger erscheint mir die prägnante Abtheilung einzelner Gehirnpartien, so der *Lobi olfactorii*, welche bei Triton weiter gediehen ist, als bei den amerikanischen Amphibien, welche Osborn abbildet, und, worauf WIEDERSHEIM zuerst verwies, bei *Ichthyophis* tiefer greift als bei anderen Amphibien. Hierher gehört auch die deutliche Abgrenzung des Mittelhirns von *Ichthyophis* gegen das Zwischenhirn, sowie die nicht minder scharfe Abgrenzung der *Medulla oblongata* gegen das *Cervicalmark* (vgl. Fig. 4 und 2). Wohl der sicherste Maßstab, den uns die Hirnanatomie für die vergleichende Beurtheilung eines Hirns an die Hand giebt, ist die Krümmung der Hirnachse und die Verschiedenheiten ihrer Krümmung; denn die Hirnachse ist nicht nur der Ausdruck der im Laufe der ontogenetischen Entwicklung vor sich gehenden Verschiebungen des Hirns und seiner Wände, sondern sie ist mit bedingt durch die Ausbildung des gesammten Kopfes. Von sekundärer Bedeutung können auch die Entfaltung der *Plexus*, der *Epiphysis*, der *Hypophysis* und die durch die Größe der Sinnesorgane bedingten Unterschiede in der Größe der centralen Gebiete sein.

Vergleichen wir nun auf Grund dieser Gesichtspunkte das Hirn von *Ichthyophis* mit dem von Triton und der amerikanischen Urodelen, so finden wir zunächst, dass die Entwicklungsgeschichte des Hirns von *Ichthyophis* erheblich von derjenigen der Urodelen abweicht und zwar so, dass *Ichthyophis* Stadien durchläuft, welche entschieden Embryonalstadien höherer Wirbelthiere nahe kommen; dass ferner diese Annäherung mit Beginn des larvalen Lebens wieder verwischt wird und dass sich das Hirn alsdann in Anpassung an die neuen Lebensbedingungen weiter verändert. Diese Auffassung gründet sich auf die bei Besprechung der Hirnbeugen erwähnten Verhältnisse der Hirnachse:

die Vorwölbung des Mittelhirns, die Nackenbeuge, die scharfe Knickung der Brückenbeuge sind wichtige entwicklungsgeschichtliche Momente, wodurch sich Ichthyophis von anderen Amphibien unterscheidet. Weitere Unterschiede sind die Ursprünglichkeit des Zwischenhirndaches, die Ausbildung des Temporallappens (SARASIN) die Abschnürung der Lobi olfactorii (WIEDERSHEIM). In dritter Linie käme die reiche Ausstattung des Ichthyophishirns mit Plexus aller Art in Betracht. In all diesen Punkten erscheinen die Urodelen als eine einförmige Gruppe: die Nackenbeuge fehlt; die Brückenbeuge ist sehr schwach, das Mittelhirn behält seinen rückenmarksähnlichen Querschnitt bei, das Zwischenhirndach ist abgeflacht, die Zirbel verliert ihren Zusammenhang mit ihm und legt sich als funktionell werthlose Blase darauf. Die Entwicklung verläuft sehr einfach und zeigt keinerlei Annäherung an höhere Wirbelthiere, es kommt weder zu einer distinkten Abschnürung der Lobi olfactorii noch zur Bildung eines Temporallappens. Gegenüber all diesen Differenzen im äußeren Aufbau des Hirns muss jedoch andererseits hervorgehoben werden, dass im Übrigen es an weitgehenden Ähnlichkeiten nicht fehlt, so in der Ausbildung des Zwischenhirnbodens, des Mittelhirndaches und des Hinterhirns, in der Anordnung der Nerven und ihrer Kerne, in der Disposition und Stärke der Faserbündel. Ich kann dagegen der Duplicität des Olfactorius aus oben geschilderten Gründen nicht den hohen Werth beimessen, welchen ihr WIEDERSHEIM giebt, da ich darin eine durch den Aufbau des übrigen Kopfes und durch seine Anpassung an die Lebensbedingungen des erwachsenen Thieres veranlasste Erscheinung erblicke, die allerdings für Ichthyophis eine gewisse Eigenthümlichkeit ist, wie etwa das Einmünden des Thränenanganges ins JACOBSON'sche Organ oder die Existenz des Choanenschleimbeutels. Die große Übereinstimmung, welche zwischen dem Geruchssack von Ichthyophis und dem von Triton besteht, scheint mir ebenfalls ein Zeichen zu sein, dass beide Genera wohl nahe verwandt sein möchten. Wenn ich Ichthyophis noch nicht zu den Urodelen gerechnet habe, wie die SARASIN vorschlagen, so geschah es aus dem einfachen Grunde, dass ich glaube die Untersuchung und Vergleichung eines einzelnen Organs berechtige nicht zu einem definitiven Urtheil, sondern könne höchstens mitbestimmend wirken.

Berlin, im März 1891.

---

## Litteratur.

1. C. E. VON BAER, Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Thl. 1828—1837.
2. REICHERT, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. 1838.
3. J. G. FISCHER, Amphibiorum nudorum neurologiae specium primum. 1843.
4. RATHKE, Bemerkungen über mehrere Körpertheile der *Coecilia annulata*. JOH. MÜLLER'S Archiv. 1852.
5. J. G. FISCHER, Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. 1864.
6. GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
7. STIEDA, Das Centralnervensystem des Axolotl. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1875.
8. BORN, Über die Nasenhöhlen u. den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb. 1876.
9. VON MIHALKOVICS, Entwicklungsgeschichte des Gehirns. 1877.
10. WIEDERSHEIM, Anatomie der Gymnophionen. 1879.
11. SCHWALBE, Lehrbuch der Neurologie. 1880.
12. AHLBORN, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
13. BLAUE, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. 1884.
14. WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1886.
15. FULLIQUET, Recherches sur le cerveau du *Protopterus annectens*. 1886.
16. BELLONCI, Sulle commissure anteriore degli Amfibie e dei Rettili. Mem. della R. Accad. Bologna. 1887.
17. OSBORN, The origin of the corpus callosum. Morph. Jahrb. 1887.
18. WALDSCHMIDT, Zur Anatomie des Nervensystems der Gymnophionen. Zeitschr. für Naturwissensch. 1887.
19. P. u. F. SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. II, Heft 1—4. 1887—1890.
20. EDINGER, Untersuchungen über die vergl. Anatomie des Gehirns. I. Vorderhirn. 1888.
21. WLASSAK, Das Kleinhirn des Frosches. Archiv für Anat. und Physiol. Physiol. Abth. 1888.
22. KÖPPEN, Zur Anatomie des Froschgehirns. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. 1888.
23. HIS, Geschichte des Gehirns, sowie der centralen und peripheren Nervenbahnen beim menschl. Embryo. Abhandl. der math.-phys. Klasse der k. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften. 1888.
24. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. 1889.
25. OSBORN, Amphibian brain studies. Journal of Morphology. 1889.
26. BURCKHARDT, Histologische Untersuchungen am Rückenmark der Tritonen. Archiv für mikr. Anatomie. 1889.
27. HIS, Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns. 1889.
28. HIS, Entwicklung des menschlichen Rautenhirns. I. Verlängertes Mark. 1890.



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXI.

- Fig. 1. Ichthyophis, erwachsen; Hirn; Medianschnitt. 45fache Vergr.
- Fig. 2. Ichthyophis, erwachsen; Hirn; von der Seite
- Fig. 3. Ichthyophis, erwachsen; Hirn; von unten
- Fig. 4. Ichthyophis, erwachsen; Hirn; von oben
- } nach einer Rekonstruktion,  
mit Hilfe einer Skizze vor  
dem Einbetten ergänzt.  
40fache Vergr.
- Fig. 5. Triton cristatus, erwachsen; Hirn; von oben. 40fache Vergr.
- Fig. 6. Ichthyophis II; Hirn mit Sinnesorganen und Ganglien von der Seite.  
Rekonstruktion aus Querschnitten. 20fache Vergr.
- Fig. 7. Triton alpestris, erwachsen; Hirn; Medianschnitt. 40fache Vergr.
- Fig. 8. Triton alpestris, Larve von 3 cm; Hirn; Medianschnitt. 20fache Vergr.
- Fig. 9. Axolotl, Larve von 9 mm; Hirn; Medianschnitt. 30fache Vergr.
- Fig. 10. Ichthyophis I, Kopf von der Seite; nach dem Spirituspräparat gezeichnet. 20fache Vergr.
- Fig. 11. Ichthyophis I, Hirn desselben Kopfes von der Seite; Rekonstruktion aus Querschnitten. 20fache Vergr.
- Fig. 12. Ichthyophis I, Hirn desselben Kopfes von oben; Rekonstruktion aus Querschnitten. 20fache Vergr.
- Fig. 13. Ichthyophis II, Kopf von der Seite
- Fig. 14. Ichthyophis II, Kopf von oben
- } nach dem Spirituspräparat gezeichnet. 20fache Vergr.
- Fig. 15. Ichthyophis II, Hirn; aus Querschnitten rekonstruiert. 20fache Vergr.
- Fig. 16. Ichthyophis III, Hirn; aus Längsschnitten rekonstruiert. 20fache Vergr.
- Fig. 17. Ichthyophis III, Hirn; Medianschnitt. 20fache Vergr.
- Fig. 18. Ichthyophis III, Hirn mit Nervenwurzeln und Ganglien; aus Längsschnitten rekonstruiert. 20fache Vergr.
- Fig. 19. Ichthyophis IV, Hirn; Medianschnitt. 20fache Vergr.

### Tafel XXII.

- Fig. 20. Triton alpestris, 42 mm, Larve; Hirn von vorn; nach der Rekonstruktion. 50fache Vergr.
- Fig. 21. Triton alpestris, 3,2 cm, Larve; Zwischenhirn von oben; nach der Rekonstruktion. 50fache Vergr.
- Fig. 22. Salamandra maculosa, 7 mm, Embryo; Hirn; Medianschnitt. 30fache Vergr.
- Fig. 23. Triton alpestris, 42 mm, Larve; Geruchssack; Querschnitt. 240fache Vergr.
- Fig. 24. Triton alpestris, 42 mm, Larve; Geruchssack; Querschnitt. 240fache Vergr.
- Fig. 25. Triton alpestris, 48 mm, Larve; Geruchssack; Querschnitt. 60fache Vergr.
- Fig. 26. Triton alpestris, 3,2 cm, Larve; Geruchssack; Querschnitt. 60fache Vergr.
- Fig. 27. Triton taeniatus, erwachsen; Geruchssack; Querschnitt. 30fache Vergr.
- Fig. 28. Triton alpestris, 48 mm, Larve; Geruchssack; von unten nach der Rekonstruktion. 50fache Vergr.

Fig. 29. Ichthyophis III, Vertikallängsschnitt durch Vorderhirn und Nasen-  
grube. 30fache Vergr.

Fig. 30. Ichthyophis III, Vertikallängsschnitt durch Vorderhirn und Nasen-  
grube. 30fache Vergr.

Fig. 31. Ichthyophis IV, Vertikallängsschnitt durch das Vorderhirn und den  
Olfactoriusaustritt. 50fache Vergr.

Fig. 32. Triton alpestris, 42 mm, Larve; Querschnitt durch Vorderhirn und  
Olfactorius. 120fache Vergr.

Fig. 33. Triton alpestris, 3,2 cm, Larve; Längsschnitt durch Vorderhirn und  
Olfactorius. 50fache Vergr.

Fig. 34. Triton taeniatus, erwachsen; Längsschnitt durch den Olfactorius.  
30fache Vergr.

Fig. 35. Ichthyophis III der Medulla oblongata, Ganglion acusticum, Quer-  
schnitt. 120fache Vergr.

Fig. 36. Ichthyophis III der Medulla oblongata, Ganglion acusticum, Quer-  
schnitt. 120fache Vergr.

Fig. 37. Triton alpestris, erwachsen. Hypophysis. 30fache Vergr.

Fig. 38. Triton cristatus, ausgewachsene Larve. Medulla oblongata, Quer-  
schnitt. 120fache Vergr.

Fig. 39. Triton alpestris, 3,2 cm, Larve, Mittelhirnboden, Längsschnitt. 120-  
fache Vergr.

#### Zeichenerklärung.

*Abl*, Augenblase; *Ast*, Augenstiel; *Afl u. II*, erste und zweite Adergeflechtalte;  
*asc*, aufsteigende Wurzel; *B*, Brücke; *Bb*, Brückenbeuge; *Cha*, Choanenöffnung;  
*Cbl*, Cerebellum; *Ch.o*, Chiasma opticum; *Com. ant., inf., post., sup.*, Commissura an-  
terior, inferior, posterior, superior; *C.rest*, Corpus restiforme; *Cc*, Corpus callo-  
sum; *DM*, Dura mater; *Efl u. II*, erste und zweite Zirbelfalte; *Ep*, Epiphyse (Zir-  
bel); *Eth*, Ethmoideum; *Gg*, Ganglion; *Gg.h*, Ganglion habenulae; *Ghbl*, Gehörblase;  
*Gi*, Ganglion interpedunculare; *gl*, Glomeruli; *Gs*, Geruchssack; *Hh*, Hinterhirn;  
*Hy*, Hypophyse (*d.T.*, drüsiger Theil, *n.T.*, nervöser Theil); *I*, Infundibulum;  
*jo*, JACOBSON'Sches Organ; *jdr*, JACOBSON'Sche Drüse; *Kn*, Knorpel; *Ksl u. II*, erstes  
und zweites Kopfsegment; *L.inf*, Lobus inferior; *L.olf*, Lobus olfactorius; *L.t*, La-  
mina terminalis; *L.temp*, Lobus temporalis; *m*, Medianebene (oder eine Parallele  
derselben); *MB*, MEYNER'Sches Bündel; *Mds*, Mundschleimhaut; *MF*, MAUTHNER-  
sche Faser; *Mh*, Mittelhirn; *Mhgr*, hintere Mittelhirngrenze; *Mll*, MÜLLER'Sche Fasern;  
*M.scc*, Macula sacculi; *m.trig.n*, Mittelhirntrigeminuskern; *Nb*, Nackenbeuge;  
*nh*, Nasenhöhle; *Nh*, Nachhirn; *Ok*, Oberkiefer; *Olf.d u. v*, Olfactorius dorsalis und  
ventralis; *Pl.chor.hem*, Plexus chorioideus der Hemisphären; *Pl.chor.inf*, Plexus  
chorioideus inferior; *Pl.chor.med*, Plexus chorioideus medius; *Pl.chor.sup*, Plexus  
chorioideus superior (Adergeflechtknoten); *Pl.chor.v.IV*, Plexus chorioideus ventri-  
culi quarti; *Rgr*, Riechgrube; *Rh*, Rautenhirn; *Rschl*, Riechschleimhaut; *Rz*, Riesen-  
zelle; *Sb*, Sattelbeuge; *Schl.w*, Schlundwand; *Ssp*, Sattelspalte; *Tub.ac*, Tubercu-  
lum acusticum; *Uk*, Unterkiefer; *Vh*, Vorderhirn; *V.m.p*, Velum medullare posterius,  
*Zh*, Zwischenhirn.

I—X bezeichnen die Hirnnerven; *Xs*, sympathisches Ganglion; 1, 2, 3 etc. die  
centralen Wurzeln der Hirnnerven.

# Das Integument der Chitonen.

Von

Jos. Blumrich, stud. phil.

Mit einer Vorbemerkung von Professor Dr. B. HATSCHKE in Prag.

---

Mit Tafel XXIII—XXX und 1 Figur im Text.

---

Die nachfolgende, in dem von mir geleiteten zoologischen Institute ausgeführte Arbeit des Herrn J. BLUMRICH wird nicht nur in vielen Einzelheiten das Interesse der Fachgenossen erregen, sondern auch in Bezug auf manche allgemeinere Fragen wichtige Anknüpfungspunkte bieten. Auf einige derselben will ich in Folgendem kurz hinweisen.

Die Ausscheidung der Chitonen aus der Gruppe der Gastropoden und die Hinzuziehung von *Neomenia* und *Chaetoderma*, sowie die daraus gefolgerte Gegenüberstellung der Amphineuren und Conchiferen bildet einen der bedeutsamsten Fortschritte in unserer Erkenntnis des Molluskenstammes. Wir verdanken dieses, so wie manches andere wichtige Resultat H. v. IHERING, und wir müssen, wenn auch im Einzelnen manche seiner Anschauung durch weitere Forschungen verbessert wurde, stets anerkennen, dass er in diesen Fragen bahnbrechend gewirkt hat. Der Gegensatz von Amphineuren und Conchiferen wird auch durch die vorliegende Untersuchung aufs Neue bekräftigt. Wir finden, dass gewisse Eigenthümlichkeiten des Integumentes, so die mächtige Cuticularbildung und die Stachelbildungen des Mantelsaumes für die Amphineuren charakteristisch sind, und deren Zusammengehörigkeit noch weiter begründen, während diese Charaktere den Conchiferen fehlen. Die Stachelbildung ist in so hohem Grade charakteristisch, dass wir die Gruppe der Amphineuren auch mit einem Synonym als *Aculifera* bezeichnen und den *Conchifera* gegenüberstellen können. Die Ähnlichkeit in der Entwicklung der Stacheln mit der Borstenbildung der Anneliden deutet einen weiteren, allerdings noch hypothetischen Ausblick an; die schönen Untersuchungen von



REINCKE finden in der nachfolgenden Arbeit BLUMRICH's manche erwünschte Bestätigung und Erweiterung.

Wenn so der Gegensatz der beiden Abtheilungen der Mollusken durch diese Untersuchungen seine Bekräftigung findet, so findet ferner noch eine andere Frage, nämlich die Beziehungen innerhalb der Amphineuren, d. h. die Beziehungen der Chitonen zu Neomenia und Chaetoderma eine Aufklärung, welche aber den herrschenden Ansichten in dieser Frage widerspricht. Es freut mich zu sehen, dass in einer kürzlich erschienenen Mittheilung<sup>1</sup> der treffliche Molluskenforscher PAUL PELSENEER zu denselben Resultaten gekommen ist, welche wir im Nachfolgenden andeuten wollen, so dass unsere Anschauungen als eine Bestätigung derjenigen von PELSENEER zu betrachten sind.

Das Integument der Chitonen zeigt an verschiedenen Theilen des Körpers eine ganz charakteristische Differenzirung, und diese ermöglicht eine genaue Vergleichung dieser Regionen auch bei den anderen zu besprechenden Formen. Nur der Mantelsaum ist bei den Chitonen mit einer charakteristischen Cuticularschicht und Stachelbildungen, sowohl an seiner dorsalen, als auch an seiner ventralen Fläche, versehen. Dieser Mantelsaum ist mit einer besonderen Muskulatur ausgestattet. Die Betrachtung von Chitonellus zeigt uns, dass bei geringerer Ausdehnung der Schalenstücke und geringerer Ausdehnung des Fußes dieser Mantelsaum sammt seiner Muskulatur einen relativ viel größeren Umfang gewinnt. Das Vorhandensein desselben Integumentgewebes nicht nur im Mantelsaume, sondern auch zwischen den auf einander folgenden Schalenstücken mag darauf hindeuten, dass diese charakteristische Integumentbildung ursprünglich über die ganze Rückenfläche ausgedehnt war, welches Verhalten bei Chiton durch das Aneinanderstoßen der Schalenstücke unterdrückt ist, bei Chitonellus durch die Verkleinerung der Schalenstücke wieder bemerkbar wird. Die Fußbildung von Chitonellus ist in dem hinteren Theil des Körpers viel mächtiger. Nach vorn zu verkleinert sich der Fuß beträchtlich; da auch die Kiemen im vorderen Körpertheil fehlen, so erscheint die Mantelhöhle (Kiemenhöhle) dort nur als eine einfache und nur wenig ausgedehnte Rinne, die nur eine Andeutung des Fußes und keine Kiemenbildung enthält. Auch die Kopfbildung erscheint rudimentär.

Von diesen Verhältnissen sind nun diejenigen von Neomenia ableitbar, welche charakterisirt sind durch das gänzliche Fehlen des Fußes und die Beschränkung der Kiemenhöhle auf einen hinteren Theil, der hier als Kloake abgesetzt erscheint und sich nach vorn nur

<sup>1</sup> PAUL PELSENEER, Sur le pied de Chitonellus et des Aplacophora. in: Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. T. XXII. p. 489—495. 1890.

in Form einer ventralen Rinne fortsetzt. Noch weiter ist die Rückbildung der Bauchfurche bei *Chaetoderma* gediehen (die Bauchfurche wird von HANSEN neuerdings in Abrede gestellt). Hier ist nur noch die Kloake mit ihren Kiemen als Reste der ursprünglichen Mantelhöhle vorhanden.

Sowohl bei *Neomenia*, als auch bei *Chaetoderma* erstreckt sich die charakteristische Integumentbildung des Mantelsaumes über die ganze Cirkumferenz des Körpers, und auch die Muskulatur des Körpers, welche die Verhältnisse eines Hautmuskelschlauches zeigt, ist zum größten Theil auf die Muskulatur des Mantelsaumes zurückführbar. Alle diese Verhältnisse sind verständlich, wenn man von *Chiton* ausgehend zunächst *Chitonellus*, sodann *Neomenia* und endlich *Chaetoderma* in Vergleich zieht. Die letzteren Formen sind, wie erwähnt, als rückgebildete oder umgebildete Formen zu betrachten. Zu den Gründen, welche schon PELSENER für diese Auffassung anführt — die wichtigsten derselben sind: die Gleichmäßigkeit der Kiemenbildung und Fußbildung in der Längsausdehnung des Körpers bei *Chiton* im Gegensatz zu der allmählich beschränkteren Ausbildung dieser Organe (durch Rückbildung von vorn her) bei den anderen Formen — möchte ich noch ein wichtiges Argument hinzufügen. Der laterale Nervenstrang, Pleuralstrang, liegt bei den *Chiton*en unmittelbar längs der Kiemen sehr nahe dem Integument der Kiemenhöhle. Bei den anderen Formen (schon bei *Chitonellus*, Taf. XXVI, Fig. 24 n) rückt er immer tiefer ins Innere des Körpers und gleichzeitig mit ihm auch die ihn begleitende Kiemenarterie und -Vene. Die Bildungen erscheinen endlich ganz nach innen von der mächtigen Muskulatur gelagert. Sowohl in seiner Lagerung, als auch in den deutlicheren Beziehungen zu den Kiemen scheinen bei *Chiton* die ursprünglicheren Verhältnisse vorzuliegen.

Wir schließen uns also vollständig der Ansicht PELSENER's an, dass unter den Amphineuren die *Chiton*en der gemeinsamen Stammform näher stehen als *Chitonellus* und die *Aplacophora* (*Neomenia* und *Chaetoderma*), eine Folgerung, die von größter Bedeutung ist, wenn es sich um weitere Erforschung der Ableitung des gesamten Molluskenstammes handelt.

B. Hatschek.

---

## Einleitung.

Die Rückenschalen und das Integument des Mantelrandes der Chitonen sind schon wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen. Im Folgenden sollen die wichtigsten bisher gewonnenen Resultate in Kürze dargestellt werden.

### a. Litteratur über die Schalen.

In seinen »Beiträgen zu einer Malacozoologia Rossica«, 1847, wandte MIDDENDORFF als Erster den Chitonschalen seine Aufmerksamkeit zu. Er unterschied an ihnen zwei Lagen, das Tegmentum, welches am Thiere von außen allein sichtbar ist, und das Articulamentum, die tiefere Schicht, welche theils vom Tegmentum und theils vom Mantel verdeckt wird. An den sieben hinteren Schalen überragen zwei flügelartige Vorsprünge des Articulamentums (die Apophysen) das Tegmentum am Vorderrande und greifen unter den Hinterrand der nächst vorderen Schale; sie stecken in taschenförmigen Mantelfalten, gleich wie der übrige Rand der Schalen. Während bei manchen Chitonarten das Tegmentum an Ausdehnung dem Articulamentum nur wenig nachsteht, ist es bei anderen rudimentär und nur in Form eines Schildchens auf der Mitte des Articulamentums erhalten. Bei *Cryptochiton Stelleri* endlich fand MIDDENDORFF das Tegmentum ganz geschwunden; die Schale (das Articulamentum) liegt hier im Mantelgewebe völlig verborgen. Das Wachsthum der Schalen erfolgt nach ihm durch Absonderung innerhalb der Mantelfalten. Auf Dünnschliffen senkrecht durch die Schalen von *Cryptochiton* bemerkte er, dass sie sich aus mehreren Schichten zusammensetzen, die aus sehr zarten, lothrecht gestellten Plättchen bestehen.

GRAY veröffentlichte 1848 einige Bemerkungen über den Bau der Chitonschalen in den »Philosoph. Transactions of the Royal Society of London«. Er nahm zwischen dem Articulamentum und Tegmentum MIDDENDORFF's noch eine dritte schmale, zellenhaltige Schicht wahr und erkannte, dass dieselbe durch zarte Ausläufer des Mantelgewebes gebildet wird. Er verglich sie mit dem Gewebe in den Schalen der coronalen Cirripeden. Im Tegmentum erblickte er eine Eigenthümlichkeit der Chitonschalen und war der Ansicht, das Articulamentum allein sei der Schale der übrigen Gastropoden homolog.

Den feineren Aufbau der Schalen erforschte zuerst MARSHALL und legte die gewonnenen Resultate in den »Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles« 1868 nieder. Das Articulamentum fand



er besonders reich an anorganischen Stoffen und nahm in demselben vier besondere Lagen wahr. Die unterste derselben besteht nach ihm aus aufrechten, eng an einander schließenden Kalksäulchen, welche aus abwechselnd helleren und dunkleren Schichten aufgebaut sind. Die folgende Lage ist mächtiger und zeigt eine feinkörnige Struktur. Die dritte Lage gleicht der ersten, nur besitzen ihre vierseitigen Säulchen eine oberflächliche Riefung. Die Säulchen der letzten, vierten Schicht sind horizontal gelagert und in Reihen geordnet, welche von der Mitte des Schalenhinterrandes halbkreisförmig ausstrahlen. An der Oberfläche des Tegmentums, das ihm hauptsächlich aus organischen Stoffen zu bestehen schien, sah MARSHALL ein zartes, gegen Säuren widerstandsfähiges Häutchen, welches er Epidermis benannte. Im Tegmentum fand er ein System feiner Kanälchen ausgebreitet, die an der Schalenoberfläche durch Kämpchen verschlossen sind. Letztere stehen in Gruppen zu 8—15 beisammen, welche auf der Schale regelmäßig vertheilt sind. Die zu einer Kämpchengruppe gehörigen Kanälchen steigen in die Tiefe und münden gemeinsam in eine längliche Höhlung. Von diesen Höhlungen führt je ein Kanälchen weiter nach abwärts, biegt an der Grenze zwischen Articulamentum und Tegmentum um und verläuft dann in horizontaler Richtung. An gewissen Stellen der Schalen, den sogenannten Nähten, durchsetzen die von den Höhlungen herabsteigenden Kanälchen auch das Articulamentum. An der ersten und achten Schale sah MARSHALL mehrere solcher Nähte, welche gegen die Mitte der Schale zu konvergiren, an den übrigen sechs Schalen nur je zwei, von der Mitte des Hinterrandes ausstrahlend. Nach Entkalkung der Schalen durch Salzsäure erblickte MARSHALL in den Kanälchen und Höhlungen zarte Häutchen, an denen er keine Struktur wahrzunehmen vermochte. Eben so wie GRAY hielt er sie für Ausläufer des Mantels, homolog mit den Gebilden in der Schale der Brachiopoden und Balaniden. Irrigerweise vermuthete er, ein Athmungsorgan in ihnen vor sich zu haben.

VAN BENMELEN, welcher 1882 in seiner Proefschrift »over den bouw der schelpen van Brachiopoden en Chitonen« die Untersuchungen MARSHALL's wieder aufnahm, konnte auf Grund seiner Präparate das im Tegmentum enthaltene Gewebe genauer analysiren. Er sah nämlich im Tegmentum zahlreiche, zellige Papillen, von deren unterem Ende feine, zellkernhaltige Fäden ausgehen. Diese verlaufen entweder horizontal zwischen Articulamentum und Tegmentum nach dem Schalenrande hin, wo sie mit dem Mantelepithel in Verbindung treten, oder sie durchbohren das Articulamentum. An der Ansatzstelle dieser Fäden an die Papillen beobachtete er stets eine Gruppe von Zellkernen. Von da aus legt sich der Faden in ein Bündel von Fäden aus einander,

welches den Raum der Papille erfüllt. Der obere Theil dieser Bündel war in Körner aufgelöst, von denen einige sich mit Karmin färbten und hierdurch Zellkernen ähnlich wurden, andere eine gelbliche Färbung behielten. VAN BEMMELEN deutete sie als Pigmentkörner. Vom oberen Ende der Papillen strahlen zarte Fäden aus, welche an der Schalenoberfläche mit einer von einem Chitinkäppchen umhüllten Anschwellung abschließen. Zwischen diesen Käppchen ist ein dünnes Häutchen ausgespannt, welches er Periostracum benannte (die »Epidermis« MARSHALL's). Dort wo das Epithel des Mantelrandes in den Schalensack umbiegt, sah er verschiedene Entwicklungsstadien der Tegmentalpapillen, welche eben so, wie die im Tegmentum eingeschlossenen, gestielte Käppchen trugen, fasste sie jedoch als Übergangsformen der Tegmentalpapillen in die Papillen des Mantelrandes auf. Bezüglich des Articulamentums erwähnt er, dass es keine Papillen enthalte, und dass nach dem Entkalken nur spärliche Reste organischer Natur davon zurückbleiben. Er fand auch, dass die Angaben MARSHALL's über den Aufbau des Articulamentums nicht für alle Schalen stimmen. Auf Dünnschliffen durch die sechs mittleren Schalen konnte er zwischen der untersten und dritten Lage MARSHALL's noch fünf bis sechs Lagen konstatiren, welche aber sämmtlich aus Kalksäulchen bestanden, die in den verschiedenen Lagen eine verschiedene Anordnung zeigten. Darin stimme das Articulamentum der Chitonon mit den Schalen der Gastropoden überein. Das Tegmentum, eine besondere Eigenheit der Chitonon, stelle einen ursprünglicheren Zustand der Schale dar, welcher bei den eigentlichen Gastropoden nicht mehr auftrete.

H. N. MOSELEY veröffentlichte unter dem Titel: »On the Presence of Eyes in the Shells of Certain Chitonidae and on the Structure of these Organs« 1885 eine Arbeit im »Quarterly Journal of Microscopical Science«, in welcher er ebenfalls das im Tegmentum enthaltene Gewebe bei einer Anzahl von Chitoniden bespricht. In den zwischen Articulamentum und Tegmentum verlaufenden Fäden nahm er eine fibröse Struktur, zahlreiche Zellkerne und eine Granulirung wahr. Er vermuthet auch Nervenfasern darin, da sie zu den Augen und den von ihm als Tastorgane gedeuteten Tegmentalpapillen VAN BEMMELEN's hinziehen. Deshalb betrachtet er diese Fäden nicht als bloße Mantel-epithelfortsätze, sondern nimmt einen tieferen Ursprung derselben an. Den Tegmentalpapillen legt er den Namen Ästheten bei, die am oberen Ende derselben sich abzweigenden Ausläufer nennt er Mikrästheten, den mächtigeren centralen Fortsatz das Megalästhet. Mit besonderem Nachdruck betont MOSELEY, dass die Chitinkappen eines Ästhetes stets von zweierlei Größe seien; die dem Megalästhet aufsitzende Kappe ist

die größte, die der Mikrästheten sind kleiner, aber unter sich gleich groß. An den Chitinkappen beobachtete er eine Struktur, als ob sie aus in einander gesteckten Hohlkegeln beständen. Einzelne der horizontal verlaufenden Fäden sah er bei *Corephium aculeatum* direkt zur Schalenoberfläche aufsteigen und mit einer Chitinkappe abschließen, ohne dass sie vorher mit einem Ästhete in Verbindung getreten wären. Den histologischen Aufbau der Ästheten hat MOSELEY nicht so deutlich sehen können wie VAN BEMMELEN. Bei gewissen Chitoniden fand er eine augenähnliche Ausbildung einzelner Megalästheten vor. Derartige Ästheten sind von einem Pigmentmantel umgeben, der seitlich von den Mikrästheten durchsetzt wird. Unterhalb der corneaähnlichen Emporwölbung des Tegmentums liegt eine bikonvexe Linse, unter welcher eine aus kubischen Zellen bestehende Retina sich befindet, welcher aber das Pigment fehlte. — Das Wachsthum der Schalen erfolgt nach MOSELEY durch Abscheidung des Mantelgewebes. Am Mantelrande konnte er in den jüngsten Schalentheilen die Augen und Ästheten in allen möglichen Bildungsstadien erblicken. Er hebt aber hervor, dass nie ein Stachel ins Tegmentum eingewachsen erscheint, wie auch andererseits kein Auge oder Ästhet auf dem Mantelrand sichtbar sei.

Der Vollständigkeit halber mag noch die Abhandlung von JOH. THIELE »Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken« (diese Zeitschr., 1889, XLIX. Bd.) Erwähnung finden. Gewisse modificirte Ästheten von *Chiton rubicundus* hält er für Augen und konnte von diesen bis zu einem Ganglion, dem »Augenganglion«, einen Strang mit schwach gefärbten Zellkernen verfolgen, welcher wahrscheinlich ein Nerv sei.

#### b. Litteratur über das Integument des Mantelrandes.

In der bereits angeführten Arbeit behandelt MIDDENDORFF auch das Integument des Mantelrandes. Er bemerkte, dass der Mantel außen von einer strukturlosen, durchsichtigen und ungefärbten Schicht bedeckt sei, welcher er den Namen »Stroma« gab. Bei einigen Chitonarten steckten darin zahlreiche Stacheln, die er für chitinig hielt, da sie angeblich Säuren widerstanden. Auf der Rückenseite des Mantels von *Cryptochiton* fand er außer den vom Stroma überdeckten Stacheln noch sehr lange, nadelförmige Gebilde, welche von einem Centralkanal durchsetzt waren und in tiefen Gruben zu Büscheln vereint beisammen standen. Diese bezeichnete er als Borsten.

GRAY (l. c.) erblickte in den Stacheln und Kalkschuppen des Mantelrandes rudimentäre Schalen, und in ähnlicher Weise erklärte



GEGENBAUR (»Grundriss der vergleichenden Anatomie« 1878) die Schalen als im Inneren des Mantelgewebes fortwachsende Stacheln.

Sehr eingehend befasste sich REINCKE mit dem Integument des Mantelrandes in seinen »Beiträgen zur Bildungsgeschichte der Stacheln im Mantelrande der Chitonen« (diese Zeitschr., Bd. XVIII, 1868). Für das Stroma MIDDENDORFF's wählte er die zutreffendere Bezeichnung Cuticula. Dieselbe umschließt zahlreiche Papillen, welche er als eine Differenzierung des Mantelepithels auffasst. Die Stacheln ragen oft weit über die Cuticula empor. REINCKE weist auch darauf hin, dass die Stacheln an der Bauchfläche des Mantelrandes stets kleiner sind als auf der Rückenseite. Der obere, größere Theil des ausgewachsenen Stachels besteht aus Kalk. Als Träger des Kalkstachels erscheint ein Chitinbecher. An dessen Unterseite setzt sich ein Plasmafaden mit einer Anschwellung an und verbindet so den Stachel mit einer Epithelpapille, innerhalb welcher er von REINCKE noch eine Strecke weit abwärts verfolgt werden konnte; aber nie sah er ihn in das darunter gelegene Mantelgewebe übertreten. Die Stachelbildung hat REINCKE bei vielen Chitonen untersucht und erkannt, dass Papillen daran betheiligt sind. Die erste Anlage des Stachels erfolgt immer in einer Epitheleinsenkung, ein Verhalten, welches ähnlich auch bei der Bildung der Annelidenborsten zu beobachten sei. Diese Einsenkung ist von Cylinderzellen ausgekleidet, welche allmählich in die hohen Zellen einer Papille übergehen. REINCKE unterscheidet zwei Arten der Stachelbildung; die eine davon beobachtete er bei *Chitonellus fasciatus* und vielen echten Chitonen. Sie charakterisirt sich dadurch, dass je zwei Papillen über dem in einer Epitheleinsenkung gelegenen jungen Stachel sich zusammenneigen. Während ihres Wachstums durchbrechen die jungen Stacheln die Umhüllung mit ihrer chitinigen Spitze und drängen die beiden Papillen immer weiter aus einander. Ist das Wachstum des kalkigen Stacheltheiles abgeschlossen, so gelangt an seinem unteren Ende der Chitinbecher zur Entwicklung, unterhalb dessen später noch ein chitigner Ring abgesondert wird, welcher nur den Stacheln der echten Chitonen gänzlich fehle. Vom Epithel wird fortwährend Cuticularsubstanz ausgeschieden, und da sie sehr fest ist, so werden die neugebildeten Stacheln immer höher von ihr emporgehoben, so dass deren Berührung mit ihren Papillen eine zunehmend losere wird, bis sie schließlich mit denselben nur noch durch einen zarten Plasmafaden in Verbindung stehen, der in der Höhlung des mittlerweile entstandenen Chitinringes mit einer Anschwellung endigt. An großen Stacheln konnte REINCKE mehrere solcher Plasmafäden nahe bei einander wahrnehmen.

Einen anderen Modus der Stachelbildung fand er bei Chiton

coquimbensis und *Ch. lineolatus*. Hier erfolgt die Anlage eines neuen Stachels ganz deutlich innerhalb einer Papille. An die jüngsten Stacheln von *Ch. coquimbensis* setzt sich eine große schwarz pigmentirte Zelle an, welche einen hellen Kern enthält. Nach dem Austritte des Stachels aus der Papille schwindet das Pigment der Zelle, und letztere wird zu einem hellen Plasmafaden. Denselben konnte REINCKE vom Papillengrunde bis zum Chitinbecher verfolgen, unterhalb dessen er eine größere Anschwellung trug, nirgends aber war sein Eintritt in die Muskulatur wahrnehmbar. Auch bei *Chiton lineolatus* war die eigenthümliche Zelle vorhanden, nur fehlte ihr das Pigment. Bei dieser Species sah er als Besonderheit ins Gewebe des Mantelrandes eingesenkte Drüsenzellen, deren Ausführungsgänge mit einem Plattenepithel versehen waren.

VAN BEMMELEN berücksichtigt in seiner Proefschrift ebenfalls das Integument des Mantelrandes. Bei *Ch. marginatus* (?) erblickte er auf dem Mantelrande keine Stacheln, sondern Kalkplatten, von denen er angiebt, dass sie äußerlich mit dem Tegmentum sehr übereinstimmen. Diese »Kalkplatten« oder »Randplatten«, wie er sie nennt, fasst er irrigerweise als ein zusammenhängendes Ganze auf und bringt sie direkt mit dem Tegmentum der Schalen in Vergleich. In den Randplatten erscheine eben so wie im Tegmentum ein strukturloser Stoff, die Cuticula REINCKE's, als Träger des Kalkes. An zahlreichen Stellen sei die Cuticula der Randplatten von Kanälen durchbohrt, in welche Epithelpapillen aufragen, die er den von REINCKE erwähnten Papillen des Mantelrandes gleichstellt. Diese bildet er mit einer Längsstreifung ab und großen, wandständigen Zellkernen. Im oberen Theile der Papillen sah er viele Vacuolen. Als Hauptunterschied zwischen den Randplatten und dem Tegmentum führt er ihre verschiedene Lagerung an. Das Tegmentum ist dem Articulamentum aufgelagert, die Randplatten hingegen ruhen auf dem Epithel des Mantelrandes und zeigen als Eigenheit an ihrer Basis eine mit Karmin sich stark färbende Schicht. In der Umgebung der Kanäle seien ferner in den Randplatten stark lichtbrechende, chitinige Stäbchen (Stafjes) vorhanden, welche dem Tegmentum abgehen. Ferner fehle den Randplatten ein Periostracum. Auf Grund der Übergänge der Tegmentpapillen in die des Mantelrandes an dem Schalenumfang erklärt er beide für homologe Bildungen; er hält sie für einfache Epithelfortsätze in die Cuticula. Die Chitinbecher am Fuße der Stacheln gelten ihm als gleichwerthig mit den Chitinkappen der Tegmentpapillen. Die Angaben REINCKE's über die Bildungsweise der Stacheln bestätigt er. In den Verbindungssträngen zwischen Stacheln und Epithel bei *Proneomenia Sluiteri* sah er zahlreiche Kerne und glaubt daher, sie entsprächen dem Verbindungsstrange sammt der

Papille. An den langen, an organischen Stoffen reichen Kalkstacheln von *Cryptochiton*, den »Borstenbüscheln« MIDDENDORFF's, vermochte er keine Chitinbecher zu entdecken. Die Bauchfläche des Mantelrandes von *Chiton marginatus* (?), an welchem VAN BEMMELN seine Untersuchung hauptsächlich durchgeführt hat, sah er mit Kalkplatten von vierkantiger oder ovaler Form bewehrt, zwischen denen die Cuticula nur spärlich vorhanden war. Epithelpapillen fand er auch hier angedeutet.

Endlich erwähnt JOH. THIELE in der genannten Abhandlung bewegliche Stacheln bei *Chiton rub.*, welche in Gruppen zu drei bis sechs auf dem Mantelrande stehen. In der Höhlung eines becherartigen Chitinebildes ruht der Knopf eines anderen Chitinkörpers, welcher als Träger des Kalkstachels fungirt. Die beiden chitinigen Theile bilden wahrscheinlich eine Art von Gelenk und ermöglichen eine freiere Beweglichkeit der über die Cuticula emporragenden Stacheln. Wie auch schon früher REINCKE und VAN BEMMELN, so sah THIELE in der Cuticula gestielte Bläschen, welche keine Stacheln tragen, aber durch eine Faser mit dem Epithel des Mantelrandes in Verbindung stehen. Er möchte in ihnen eine Art Tastorgane erblicken, aus denen sich die Ästheten des Tegmentums differenzirt haben.

### I. Die Rückenschalen und das in ihnen enthaltene Gewebe.

Die unentkalkten Schalen von *Chiton siculus* Gray, *Ch. laevis* Monter., *Ch. Polii* Phil. und *Acanthochiton fascicularis* Monter.

Wie schon MIDDENDORFF gefunden hat, bestehen die Schalen aus zwei verschiedenwerthigen Schichten, welche er mit den Namen *Articulamentum* und *Tegmentum* bezeichnete. Nach dem Befunde MARSHALL's ist das erstere reich an anorganischen und arm an organischen Substanzen, während es sich beim *Tegmentum* gerade umgekehrt verhält. Am Thiere ist das letztere allein sichtbar und liegt als eine dünne Kruste dem mächtigeren *Articulamentum* auf; es ist in mannigfacher Weise pigmentirt und der Träger der Schalenskulptur. Das *Articulamentum* hingegen ist ungefärbt, weiß und seine das *Tegmentum* überragenden Ränder stecken im Mantelgewebe verborgen. Bei allen Chitonen, welche ich untersucht habe, ist die vorderste Schale stets am einfachsten gestaltet; sie gleicht in ihrer Form dem Mantel eines niedrigen Kreiskegels, aus welchem hinten ein großer Sektor herausgeschnitten ist (Fig. 1). Die VIII. Schale besteht aus einem vorderen dreieckigen Stücke, einem sog. Mittelfelde (*Area centralis*), an welches hinten ein Theil sich anschließt, welcher der ganzen I. Schale entspricht (Fig. 1 a, Fig. 2 VIII). Die übrigen sechs Schalen sind nach



einem einheitlichen Plane gebaut; sie bilden schwach gewölbte Bogen und setzen sich aus drei dreieckigen Stücken zusammen, einem Mittelfelde und zwei kleineren sich hinten daranschließenden Seitenfeldern (*Areae laterales*), wie sie genannt worden sind. Die Stelle der stärksten Wölbung des Mittelfeldes auf der II. bis VIII. Schale wird als Kiel bezeichnet; der I. Schale fehlt stets ein Kiel. Das Mittelfeld der II. Schale erreicht immer die größte Ausdehnung, wesshalb ihr Kiel der längste ist. Die hinterste Schale kann man von einer der sechs mittleren Schalen ableiten, indem man sich vorstellt, dass der runde Endtheil derselben aus der Verschmelzung der nach rückwärts erweiterten Seitenfelder hervorgegangen sei.

Die Skulptur des Tegmentums bei *Chiton siculus* und *laevis* ist ziemlich übereinstimmend. Die Mittelfelder der Schalen sind durch eine größere Anzahl von Rippen ausgezeichnet, welche in der Längsrichtung des Thieres verlaufend, gegen den Kiel zu allmählich verstreichen und in die etwas erhöhten und dadurch deutlich abgesetzten Seitenfelder übergehen. Die Seitenfelder und ihre Derivate (die ganze I. Schale und der Endtheil der VIII.) besitzen eine seichte radial und concentrisch verlaufende Riefung (Fig. 4). Bei *Chiton Polii* sind alle Schalen einheitlich skulpturirt; sie sind nämlich dicht bedeckt von kleinen, regelmäßig vertheilten Höckern. Diese sind auf den sieben vorderen Schalen auf der Mitte des Hinterrandes winzig und nehmen in der Richtung nach vorn und den Seiten stetig an Größe etwas zu. Auf der VIII. Schale werden sie vom Mittelpunkte nach allen Seiten hin größer. Durch ihre gleichartige Skulptur heben sich die etwas erhöhten Seitenfelder vom Mittelfelde weniger scharf ab, als es bei den beiden früher erwähnten Species der Fall ist. Auch die Schalen von *Acanthochiton* erscheinen unter der Lupe von ähnlichen runden Höckern bedeckt (Fig. 4 a). Eine Ausnahme macht nur der Kiel, welcher mit einer engen Längsriefung versehen ist. Auch hier sind die Höcker regelmäßig angeordnet. Die Seitenfelder sind hier vom Mittelfelde nicht merklich abgesetzt.

Wenn man die Schalen von *Chiton siculus*, *laevis* und *Polii* ablöst, so zeigt sich, dass bei diesen Arten die Größenverhältnisse zwischen *Articulamentum* und *Tegmentum* an den entsprechenden Schalen dieselben sind. Bei allen hat nur an der vordersten Schale das *Tegmentum* die gleiche Ausbreitung wie das *Articulamentum* (Fig. 2 I). An den sieben folgenden Schalen springt am Vorderrande zu beiden Seiten des Kieles ein flügelartiger Fortsatz des *Articulamentums* (*Apophysis*) unter dem *Tegmentum* vor und greift unter die nächst vordere Schale, auf deren Unterseite er seinen Abdruck hinterlässt (Fig. 2 und 3 ad).

Wenn man die Schalen von der Innenseite betrachtet, so erblickt man am Vorderrande der I. Schale zehn Einkerbungen (*Incisurae*) im *Articulamentum* (Fig. 3 *I*), von welchen aus, radial gegen die Spitze zu, Reihen von schlitzartigen Bohrungen hinziehen; diese liegen in den sog. Nähten (*Suturæ*). Am Endtheile der letzten Schale ist die gleiche Anzahl von *Incisuren* und Nähten wahrnehmbar (Fig. 3 *VIII i*). Die übrigen sechs Schalen besitzen am rechts- und linksseitigen Rande nur je zwei *Incisuren* und eben so viele Nähte (Fig. 3 *n*), und zwar liegt die eine (bisher übersehene) davon nahe am Hinterrande, die andere giebt im Verein mit ihrer Naht die Grenze zwischen den Seitenfeldern und dem Mittelfelde an. Längs der ganzen Erstreckung des Kieles sind feine Bohrungen gleich denen der Nähte sichtbar. Rings am Umfange der VIII. Schale außer am Kiele verläuft eine Rinne, welche so tief zwischen beide Schichten einschneidet, als die *Incisuren* groß sind (Fig. 3 *rn*). Diese Rinne, welche eine Trennung des äußersten *Tegmentums* vom *Articulamentum* herbeiführt, findet sich auch am Rande der übrigen Schalen vor, außer am Hinterrande, wo das *Tegmentum* sich gegen das *Articulamentum* umschlägt, und mit Ausnahme des Kieles. Im natürlichen Zustande ist diese Rinne von Mantelgewebe erfüllt.

Ganz anders stellen sich die Beziehungen zwischen den beiden Schalenschichten bei *Acanthochiton* heraus. An sämtlichen Schalen weist hier das *Articulamentum* eine weit größere Ausdehnung auf als das *Tegmentum*. Bei der I. Schale ragt es unter dem *Tegmentum* in Gestalt eines Halbmondes hervor und trägt nur fünf Einkerbungen am Rande, welche bei Weitem nicht bis ans *Tegmentum* heranreichen (Fig. 4 *I i*). Bei den sechs mittleren Schalen erstreckt sich der große Flügel des *Articulamentums* jederseits vom Schalenhinterrande bis an den vorderen Kielrand (Fig. 4 *ap*) und besitzt nur eine einzige Einkerbung, welche der Lage nach derjenigen entspricht, welche bei den anderen Chitonen an der Grenze zwischen Mittel- und Seitenfeld liegt (Fig. 4 *II i*). Verhältnismäßig die größte Ausdehnung erlangt das *Articulamentum* der VIII. Schale, auf dem das *Tegmentum* nur in Form eines Schildchens aufrucht; nur vorn am Kielrande fallen die Grenzen von beiden Schichten zusammen (Fig. 4 *k*). Wie an den sechs vorhergehenden Schalen ist hier das *Articulamentum* nach vorn in Flügel ausgezogen und seitlich nur durch je eine *Incisur* eingekerbt. Keine der *Incisuren* reicht bis ans *Tegmentum* vor, und von den durch feine Bohrungen charakterisirten Nähten ist auf keiner Schale eine Spur vorhanden, nur die Kielbohrungen finden sich auch hier vor. Die trennende Rinne an der Peripherie des *Tegmentums* fehlt überall.

### Anordnung der Ästheten und Faserstränge.

Wenn man mit Zuhilfenahme einer starken Lupe das Tegmentum der vordersten Schale bei *Chiton siculus* betrachtet, so erblickt man auf demselben hellere oder dunklere Pünktchen, und es ist gar nicht schwer, eine gesetzmäßige Vertheilung derselben herauszufinden. Bei genauerer Nachforschung erkennt man nämlich, dass sie in radialen und concentrischen Reihen um die Schalenspitze angeordnet sind, und zwar sind je zwei benachbarte Reihen alternirend (die Pünktchen einer Reihe stehen den Zwischenräumen der anderen gegenüber), wodurch die Regelmäßigkeit in der Anordnung noch erhöht wird (Fig. 5). Auf den Seitenfeldern der sechs folgenden Schalen und dem Endtheile der achten sind die Pünktchen genau so gestellt wie auf einem entsprechenden Theile der vorderen Schale; auf dem gesammten Mittelfelde nehmen die Reihen die Richtung der Rippen an (Fig. 5 *rp*). Entkalkt man nun beispielsweise die vordere Schale von *Chiton siculus* und entfernt dann die dem Articulamentum entsprechende Schicht, um das Tegmentum für das Licht durchlässiger zu machen, so sieht man schon bei schwächerer Vergrößerung unter dem Mikroskope an Stelle der Pünktchen Gruppen von 12—20 stark lichtbrechender, chitiniger Ringe (Fig. 6 *mk*, *sk*). Diese sind aber nichts Anderes als die im optischen Durchschnitte gesehenen Kappen der Ästheten, deren regelmäßige Vertheilung zuerst von MARSHALL bemerkt worden ist. Jede dieser Ringgruppen setzt sich aus drei parallelen Zügen zusammen (Fig. 6); der mittlere Zug (*cz*) enthält nur drei bis vier solcher Ringe, die beiden seitlichen (*rz*, *lz*) aber je vier bis sechs. Außerdem ist meist noch ein vierter und fünfter Zug durch ein bis drei Ringe angedeutet. Stets hat der vordere, dem Schalenrande näher liegende Ring des centralen Zuges etwa den doppelten Durchmesser und ist stärker als die übrigen kleineren, aber unter sich gleich großen Ringe einer Gruppe. Fasst man nur diese großen Ringe ins Auge, so erkennt man, dass dieselben zu einander in regelrechte Quincunces gestellt sind. Ich glaube, dass sie als jene mit der Lupe sichtbaren Pünktchen auf dem Tegmentum erscheinen. Je zwei der alternirenden Reihen von Ringgruppen stehen so nahe bei einander, dass die rechten Seitenzüge einer Reihe mit den linken Seitenzügen der anstoßenden eine ziemlich geschlossene Linie von Ringen bilden (Fig. 6 *rz*, *lz*). Die Ringe der unvollständigen Seitenzüge füllen theilweise die zwischen den Hauptzügen bestehenden Lücken aus. Bei etwas tieferer Einstellung des Objectives werden Verbindungsstränge zwischen den Ringen einer Gruppe und einem darunter liegenden, spindelförmigen Körper sichtbar. Es sind dies die



vom Körper der Ästheten sich abzweigenden Mikrästheten (Fig. 6 *mi*). Unterhalb der Ästheten, an der Unterseite des Tegmentums, ziehen in horizontaler Richtung Gewebestränge dahin, welche Äste an die Ästheten abgeben; wegen ihrer faserigen Struktur wollen wir sie Faserstränge nennen. Diese kann man bis an die Verbindungsstelle des Tegmentums mit dem Gewebe des Mantelrandes verfolgen. An der ersten Schale verlaufen sie konvergent gegen die Spitze zu unterhalb der radialen Punktreihen. Eben so verhält es sich in den Seitenfeldern. In den Mittelfeldern beginnen die Faserstränge am Vorderrande und ziehen in der Richtung der Rippen nach hinten. Bezüglich der Lage der Ästheten aller Chitonen mag erwähnt werden, dass sie im Tegmentum nicht senkrecht zur Oberfläche aufsteigen, sondern etwas nach hinten geneigt sind; nur in der letzten Schale neigen sie sich von allen Seiten gegen die Mitte zusammen. Fig. 6 stellt ein Stück des Tegmentums aus der Gegend zwischen den Nähten der Seitenfelder oder ihrer Derivate dar. Dasselbst lassen die Ringgruppen ein und derselben Reihe größere Lücken zwischen einander frei. Auf den Nähten und eben so im Bereiche der Mittelfelder schließen sie jedoch enger an einander, wodurch die Ringe hart neben einander zu liegen kommen und kaum eine größere Lücke zwischen ihnen frei bleibt. Bei *Chiton laevis* habe ich die geschilderten Verhältnisse nicht so genau untersuchen können, es ist aber anzunehmen, dass sie im Wesentlichen dieselben sein werden wie bei *Ch. sculus*, da beide Species einander sehr nahe stehen.

Bei *Chiton Polii* sind die mittleren Theile des Schalenhinterrandes durch Bohralgen in der Regel zerstört, und nur die Randtheile sind vollkommen intakt. Bringt man ein unversehrtes Stück des Tegmentums unter das Mikroskop, nachdem man es zuvor noch entkalkt hat, so sieht man die konvexe Oberfläche der Höcker mit einer Gruppe von Ringen besetzt, welche je einem Ästhete angehört. Die Chitinkappe, welche dem Scheitel des Ästhetes (dem »Megalästhete« Moseley's) aufsitzt, und welche man desshalb passend als Scheitelkappe bezeichnen kann, ist im Vergleiche zu den winzigen Kappen der Mikrästheten riesig groß (Fig. 7 *sk*). Von ihr als Mittelpunkt strahlen nach hinten und den Seiten die Züge der kleinen Kappen aus. Jeder Zug enthält zwei, drei oder vier Kappen (Fig. 7 *mk*). Der Verlauf der Faserstränge in den einzelnen Schalen entspricht ganz dem bei *Chiton sculus*.

Die Höcker des entkalkten Tegmentums von *Acanthochiton fascicularis* stellen sich unter dem Mikroskope als rundliche Scheiben dar, an deren Umfange bei hoher und tiefer Einstellung des Objectives eine scharfe Begrenzung hervortritt (Fig. 8 *th*). Wie man aus den Querschnittsbildern entnehmen kann, kommt dies dadurch zu Stande, dass

diese Höcker als gletschertischähnliche, ringsum ausgeschweifte Erhebungen der Tegmentalsubstanz aufragen (Fig. 46 *th*). Die Oberfläche dieser Höcker ist nicht konvex, wie es bei denen von Ch. Polii der Fall ist, sondern eben. Von Interesse ist die Art und Weise ihrer Bildung. Anfänglich entsteht im Gewebe des Mantelrandes, von dem das Tegmentum zur Absonderung gelangt, ein sehr schmaler, von Epithel ausgekleideter Spalt (Fig. 8 *sp*), der sich später hinten kreisartig erweitert. Die so gebildete runde Öffnung im Gewebe ist von einem Pfropfen heller Tegmentalsubstanz erfüllt, welcher den im Entstehen begriffenen Höcker darstellt. Indem nun dieser Pfropf an Größe stetig zunimmt und gleichsam gegen das Tegmentum immer weiter vorrückt, drängt er das Gewebe in Form zweier Wülste aus einander. Die beiden Wülste des Mantelgewebes (Fig. 8 *wt, wt*), welche den jungen Tegmentalhöcker durch Absonderung vergrößern, schmiegen sich ihm an und bedingen dadurch seine eigenthümliche, ausgeschweifte Form. In Folge des Wachstums weicht das Mantelgewebe fortwährend zurück und scheidet dabei Tegmentalsubstanz aus. Durch die neu abgeschiedenen Partien des Tegmentums werden die fertigen Höcker vom Mantelgewebe mehr und mehr getrennt, die beiden Wülste geben die Berührung mit ihnen auf und erleiden eine völlige Rückbildung. — Ein Blick auf Fig. 8 giebt eine Vorstellung von der regelmäßigen Anordnung der Tegmentalhöcker; sie sind ebenfalls in alternirende Reihen gestellt. Auf ihrer Oberfläche ist in der Regel nur eine einzige chitinige Kappe bemerkbar, häufig jedoch auch zwei, seltener drei bis vier, welche alsdann entweder einem einzigen oder zwei besonderen Ästheten angehören. Wenn zwei oder mehrere Kappen von einem Ästhete getragen werden, so ragt auch hier eine durch ihre Größe unter den übrigen hervor (die Scheitelkappe). Im Bereiche des Kieles fehlen, wie erwähnt wurde, die Tegmentalhöcker. Die Ästheten sind hier bei Weitem größer und reicher an Chitinkappen als seitlich davon. — Unter den Tegmentalhöckern ziehen stärkere oder schwächere Faserstränge dahin, welche vom Mantelgewebe aus gegen die am Hinterrande gelegene Schalen spitze zustreben und Abzweigungen zu den einzelnen Ästheten entsenden (Fig. 8 *fs*).

### Bau der Ästheten und Faserstränge.

Die Darstellung des histologischen Baues der Ästheten, welche VAN BEMMELN in seiner »Proefschrift« gegeben hat, bestand bisher zu Recht, obgleich auch nach ihm noch diese Gebilde zum Gegenstand der Untersuchung gemacht wurden. Auf Grund meiner guten Präparate jedoch bin ich in der Lage, die Angaben VAN BEMMELN's in einigen (und

wie ich glaube) nicht unwichtigen Punkten richtig zu stellen und zu ergänzen. Anfangs, als ich mich mit diesen merkwürdigen Gebilden beschäftigte, standen mir nur Präparate von *Ch. siculus* zur Verfügung, und trotzdem dieselben eine sehr gute histologische Erhaltung aufwiesen, so hätte ich kaum einen nennenswerthen Fortschritt zu verzeichnen gehabt, wenn mir nicht durch gütige Vermittelung des Herrn Professor HATSCHKE Gelegenheit geboten worden wäre, unter anderen Arten auch *Chiton Polii* auf die Ästheten zu untersuchen, über deren Aufbau ich an einigen besonders günstigen Stellen leicht Klarheit erlangen konnte. Bei meinem Materiale brachte ich zwei Härtungsmethoden in Anwendung; ich härtete in einer gesättigten Lösung von Pikrinsäuresublimat und in Chromosmiumessigsäure<sup>1</sup>, doch ist das erstere Härtungsmittel für diese Zwecke dem zweiten entschieden vorzuziehen, weil es den plasmatischen Inhalt der drüsenähnlichen Zellen nicht so zerstört. Das Entkalken der Objekte wurde in einer Mischung von einem Raumtheile konzentrierter Salpetersäure auf 99 Raumtheile 70%igen Alkohol vorgenommen; gefärbt wurden sie in Boraxkarmin. Zum großen Theile habe ich die Untersuchung an Querschnitten durchgeführt, doch auch Längsschnitte haben mir über Vieles Aufschluss gegeben. Alle Zeichnungen sind mit der Camera lucida entworfen worden.

Die Ästheten sind für das Tegmentum charakteristisch, da sie auf dasselbe beschränkt sind, wie auch schon MOSELEY betont hat. Sie besitzen eine keulenförmige oder mehr cylindrische Gestalt (Fig. 9 ff.). Ihr unteres Ende verjüngt sich und geht in den Faserstrang über. Am oberen Ende tragen sie einen einfachen bis mehrfachen Kranz dünner Abzweigungen, die Mikrästheten nach MOSELEY, welche an der Oberfläche des Tegmentums mit einer von chitinigen Kämpchen umhüllten Anschwellung endigen. Den Scheitel des Ästhetes, das Megalästhet MOSELEY's, krönt eine durch ihre Größe ausgezeichnete, tief becherförmige Chitinkappe, die Scheitelkappe, wie wir sie schon früher bezeichnet haben, in deren Substanz ich eine von MOSELEY zuerst beobachtete Schichtung parallel zur sanft gewölbten Oberfläche wahrgenommen habe. An den dünnen Kappen der Mikrästheten habe ich eine solche Schichtung nicht sehen können. Die konzentrischen Ringe, welche namentlich die Scheitelkappe bei der Ansicht von oben zeigt, möchte ich nicht, wie dies MOSELEY gethan hat, als eine Struktur, sondern vielmehr als eine Lichtbrechungserscheinung auffassen. Der Körper der Ästheten wird von großen, meist zweischichtig über einander

<sup>1</sup> Zusammensetzung: Chromsäure 20%, Osmiumsäure 10%, Essigsäure 10%, 960/0 Aq. dest.



gelagerten, sack- oder keulenförmigen Zellen dicht erfüllt, welche sich scharf von einander abgrenzen (Fig. 9 *dz*). Sie besitzen ganz das Aussehen von Drüsenzellen, da ihr meist etwas plattgedrückter Zellkern stets grundständig ist, und der reichliche Inhalt eine bald feinere, bald gröbere, stark glänzende Körnelung darstellt. Mitunter ist der Inhalt dieser drüsenähnlichen Zellen auch homogen und nur durch einzelne Spalten in unregelmäßige Stücke zerklüftet (vgl. Fig. 10 und 12 *dz*).

Das Plasma der drüsenähnlichen Zellen in jungen Ästheten färbt sich beträchtlich mit Karmin, in älteren hingegen nur schwach oder gar nicht und zeigt dann einen Stich ins Gelbliche. In Folge der verschiedenartigen Beschaffenheit ihres plasmatischen Inhaltes grenzen sich die eng an einander liegenden Zellen um so schärfer von einander ab. Die drüsenähnlichen Zellen hat VAN BEMMELEN nicht als wirkliche Zellen erkannt, sondern hielt sie nur für die oberen Enden der die »Tegmentpapillen« erfüllenden »Fäden« (»de boveneinden der draden«), ihre grundständigen Zellkerne hat er nicht gesehen und hat den aus glänzenden Körnchen bestehenden plasmatischen Inhalt derselben als Pigmentkörner (»Pigmentkorrels«) bezeichnet. Die Mikrästheten enthalten eine nicht allzu reichliche Menge fein granulirten Plasmas. Die an ihrer Abzweigungsstelle konstant vorkommenden Zellkerne sind sowohl von VAN BEMMELEN als auch von MOSELEY übersehen worden. Sie zeigen eine deutliche Kernstruktur, färben sich gut in Karmin und haben eine runde oder längliche Gestalt (Fig. 9 ff. *mz*). Eingezwängt zwischen die drüsenähnlichen Zellen bemerkt man eine Anzahl schmaler, langer Kerne, welche sich sehr stark färben (Fig. 9 ff. *fk*). Sie gehören zarten, scharf kontourirten, aber nicht stark lichtbrechenden Fasern an, welche aus den Fasersträngen in den Körper des Ästhetes übertreten; an besonders günstigen Stellen konnte ich sie bei Chiton Polii zwischen den drüsenähnlichen Zellen bis an die Scheitelkappe hinauf verfolgen, und einige seitlich bis zum Ursprunge der Mikrästheten. Nirgends habe ich gefunden, dass sich die hellen Fasern an den Grund der drüsenähnlichen Zellen angesetzt hätten. In das Innere der Mikrästheten dringen sie nicht ein, sondern endigen am Ursprunge derselben mit den erwähnten Kernen (Fig. 9 *f*). Diese hellen Fasern sind nicht identisch mit den »draden« VAN BEMMELEN's. An dem etwas verdickten Grunde des Ästhetenkörpers bemerkte dieser Forscher schon eine Gruppe länglicher Zellkerne. Sie sind von etwas Plasma umgeben und scheinen zu den aufsteigenden Fasern in Beziehung zu stehen; doch sind sie nicht ausnahmslos bei allen Chitonspecies vorhanden, da ich sie in den Ästheten von Ch. Polii nie bemerkt habe (Fig. 10, 11, 12 *zg*).

Wenn auch die Ästheten der verschiedenen Chitonen der Hauptsache nach denselben Bau aufweisen, so zeigen sie dennoch in manchen Einzelheiten nicht unwesentliche Abweichungen von einander. Bei *Chiton Polii* und einer Species von Faro bei Messina, welche mit erstem sehr nahe verwandt ist und kaum als eine gute Varietät desselben bezeichnet werden kann, ist der Körper des Ästhetes keulenförmig und trägt eine große Zahl von Mikrästheten (etliche 20 bis 30) mit winzigen Kappen. Der Durchmesser der Scheitelkappe beträgt etwa das Fünfbis Mehrfache von diesen (Fig. 9 *sk*). Des Fehlens der Zellkerngruppe am Grunde der Organe wurde bereits gedacht. *Chiton siculus* hat mit *Ch. laevis* und *Acanthochiton fasc.* das gemein, dass der Körper des Ästhetes mehr oder weniger cylindrisch gestaltet ist und der Durchmesser der massigeren Scheitelkappe höchstens das Doppelte von dem der kleineren Chitinkappen beträgt (Fig. 40, 44 *sk*). Ferner besitzen bei ihnen die Mikrästheten diese Eigenthümlichkeit, dass sie eine knieförmige Biegung aufweisen, welche dadurch zu Stande kommt, dass sie in schiefer Richtung vom Megalästhet sich abzweigen und dann plötzlich senkrecht zur Oberfläche des Tegmentums aufstreben (Fig. 40, 44, 8 *mi*). Die Mikrästheten von *Ch. siculus* und *Acanthochiton* entspringen alle gesondert, während bei *Ch. laevis* vom Megalästhet neben einzelnen Mikrästheten auch stärkere Äste ausgehen, welche in einzelne Mikrästheten sich erst auflösen (Fig. 44 *ha*).

Von *Acanthochiton* sind zwei Formen des Ästhenkörpers namhaft zu machen. Die Ästheten des Kieles tragen eine größere Anzahl von Mikrästheten, die der übrigen Schalentheile und der gesammten vorderen Schale sind in der Regel unverzweigt und besitzen bloß eine Scheitelkappe (Fig. 8). Bei einer großen Chitonellusspecies aus der Algoabai, welche Dr. HOLUB gesammelt hat, und von welcher mir Herr Professor HATSCHKE aus der Sammlung des Institutes ein Exemplar zur Anfertigung von Präparaten gütigst überließ, fand ich das Ästhet stets nur von der Scheitelkappe bedeckt (Fig. 12 *sk*), im Übrigen war es dem von *Ch. siculus* sehr ähnlich gebaut. MOSELEY erwähnt, dass bei *Corephium aculeatum* einzelne Faserstränge direkt bis zur Oberfläche des Tegmentums aufsteigen, ohne vorher den Körper eines Ästhetes zu bilden, und dass ihre Abzweigungen mit Chitinkappen abschließen. Etwas Ähnliches habe ich bei *Ch. laevis* an den mittleren Schalen im Bereiche der hinteren Nähte bemerkt. Ein aus dem Gewebe unterhalb des Articulamentums entspringender dünner Faserstrang, welcher eine helle Faser umschloss, bildete oben eine geringe, von gekörneltem Plasma erfüllte Anschwellung, welche keine drüsenähnliche Zelle enthielt, und von welcher meist vier Mikrästheten ausgingen, an deren

Grunde je ein Zellkern lag. Bei *Acanthochiton* waren ferner nicht selten Faserstränge sichtbar, welche, ohne irgend eine Anschwellung zu formiren, auf der Fläche eines Tegmentalhöckers mit einer kleinen Kappe endigten (Fig. 8 *mi'*). Ausnahmsweise sah ich bei dieser Species in der Region des Kieles einmal auch ein Ästhet, dessen Körper sich gabelte und mit zwei Scheiteltappen neben den kleineren Chitinkappen ausgestattet war.

Den Bau der Faserstränge hat schon MOSELEY richtig erkannt. Sie bestehen aus einem Bündel heller Fasern und spärlichem, granulirtem Plasma. Hin und wieder enthalten sie Zellkerne, von denen ich ausdrücklich hervorheben muss, dass sie nicht im Inneren derselben gelegen sind, sondern stets der Wandung angepresst liegen, welche das Faserbündel umhüllt (Fig. 9 ff. *k'*). Am Rande der Faserstränge, wo die Zellkerne im Profile gesehen werden, erscheinen sie schmal und lang, während sie sonst eine ovale Form besitzen, eine deutliche Kernstruktur haben und sich mit Karmin nur wenig färben (Fig. 14 *fs*). Kerne von derselben Natur finden sich auch an der Wandung des Ästhetenkörpers (Fig. 10, 12 *k*).

In der Gegend des Kieles und vielfach auch in den Nähten sind die Faserstränge schwach und unverzweigt (Fig. 17 *fs*). Sie durchsetzen in schiefer Richtung das Articulamentum und gehen dann im Bereiche des Tegmentums direkt in den Körper je eines Ästhetes über (Fig. 18 *k*). In den Nahtlinien kommen jedoch auch sehr starke Faserstränge vor, welche in ihrem Verlaufe sich gabeln, und deren Zweige zwischen den beiden Schalenschichten hinziehen und eine große Anzahl von Ästheten versorgen. Die meisten Faserstränge jedoch treten seitlich in die Schalen ein, indem sie aus jenem Theile des Mantelgewebes ihren Ursprung nehmen, welcher die Rinne am Rande der Schale zwischen Articulamentum und Tegmentum ausfüllt.

### Die Entwicklung der Ästheten und Faserstränge.

Die Bildung der Ästheten, welcher bisher keine Beachtung geschenkt worden ist, erfolgt an einer aufgestauchten Falte des Mantelgewebes von dreieckigem Querschnitte, welche bei allen Chitonen an den vorderen sieben Schalen rings am Rande mit Ausnahme des Hinterrandes verläuft; nur an der VIII. Schale ist sie auch hier vorhanden. Wir wollen sie mit dem Namen »ästhetenbildende Mantelkante« bezeichnen (Fig. 13 ff. *äk*). Sie ist genau so hoch als das Tegmentum mächtig ist. Dieser Umstand findet seine Erklärung darin, dass das Epithel der Mantelkante, welches ans Tegmentum grenzt, die alleinige Matrix für dasselbe abgibt. Ihre zweite nach auswärts gekehrte Epithelfläche



scheidet gewöhnliche Cuticularsubstanz ab. Das Epithel der Mantelkante besteht aus Cylinderzellen, welche gegen die Spitze zu allmählich höher werden und durch Interzellularräume von einander getrennt sind (Fig. 44 e). Ihr Plasma färbt sich stark mit Karmin, eben so ihre länglichen Kerne. Unterhalb der ununterbrochen dahinziehenden aufrechten Mantelkante findet man zu ihr in vertikaler Stellung noch einen Vorsprung des Mantelgewebes, welcher sich gesimsartig am Schalen-saume zwischen Articulamentum und Tegmentum einkeilt. Dieser gesimsartige Mantelvorsprung erlangt eine mächtige Ausbildung bei *Ch. siculus* und *laevis* (Fig. 45 v), eine weit schwächere bei *Ch. Polii* (Fig. 44 v), bei *Acanthochiton* fehlt er gänzlich (Fig. 46). Er füllt am Rande der Schalen die zwischen ihren beiden Schichten bestehende Grenzrinne aus, deren wir bei Beschreibung der Schalen bereits Erwähnung gethan haben. Am Kiele und an den Incisuren, wo die Grenzrinne fehlt, ist auch er nicht vorhanden (Fig. 47). Sowohl die Mantelkante wie insbesondere der gesimsartige Vorsprung sind reichlich von blutgefäßartigen Hohlräumen durchzogen (Fig. 43 ff. bl).

Bei allen von mir untersuchten Chitonon vollzieht sich die Entwicklung der Ästheten der Hauptsache nach in ein und derselben Weise. Wir können daher die Ästhetenbildung an einem Beispiele durchgehen, wozu *Ch. Polii* am besten geeignet ist, da hier der ganze Vorgang wegen der Größe des Ästhetenkörpers leichter verfolgt werden kann. Die allerfrühesten Entwicklungsstadien werden auf dem Gipfel der Mantelkante angelegt, und zwar entstehen hier erst einige Mikrästheten, ehe das von der massigen Scheitelkappe bedeckte Megalästhet sich bildet. Die zuerst auftretenden Mikrästheten stellen sich dar als Fortsätze je einer Zelle mit gekörneltem Plasma, deren rundlicher Zellkern über denen des Cylinderepithels gelegen ist (Fig. 44 mi'). Ihre Köppchen brechen Anfangs das Licht nur schwach. Zur Bildung des Körpers der Ästheten trägt eine bedeutende Anzahl von Epithelzellen bei, welche eine Art Zellwucherung formiren (Fig. 43). Während aber die Zellen am Rande der Ästhetenanlage sich nur bedeutend in die Länge strecken, erleiden die central gelegenen eine erheblichere Veränderung. Ihr Plasma wird zu einer sich nur sehr wenig färbenden Granulation umgewandelt, schon ähnlich derjenigen in den drüsenähnlichen Zellen der vollständig ausgebildeten Ästheten, aber noch ohne ausgesprochene Zellgrenzen (Fig. 43 dz). Ihre Zellkerne nehmen eine rundliche Form an, und das Chromatingerüst derselben wird deutlich sichtbar. Auf dem Gipfel dieser Zellwucherung ruht eine in ihrer Art einzige, riesige Zelle (bz) mit sehr intensiv gefärbtem großem kugelförmigem Zellkerne (Fig. 43 bk). Dieser liegt am Grunde dersel-

ben, von einem hellen Hofe rings umgeben. Der Zellleib wird nach oben hin lichter und haftet der noch unvollkommenen Scheitelkappe an, welche schon in diesem Zustande eine Schichtung ihrer Substanz erkennen lässt. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die riesige Zelle als Bildungszelle der Scheitelkappe zu betrachten ist. Eine helle Faser, ähnlich denen in den fertigen Ästheten, reichte vom Grunde der Ästhetenanlage bis an die Bildungszelle hinauf und schien sich mit ihr zu verbinden (Fig. 13 f).

Ältere Entwicklungsstadien der Ästheten findet man tegmentalwärts an der Mantelkante, und zwar sind dieselben um so mehr in das Tegmentum vorgeschoben, je älter sie sind. Zwei solcher Stadien sind in Fig. 14 zur Veranschaulichung gebracht worden. Der Körper des höher gelegenen jungen Ästhetes ist bereits eine ziemliche Strecke an der Mantelkante herabgewandert und hat sich bedeutend in die Länge gestreckt. Die Differenzirung der Zellen in seinem Inneren ist auch schon etwas weiter vorgeschritten als in dem jüngeren Stadium in Fig. 13. Die Zellkerne im oberen Theile sind schmal und lang, sie gehören der Mehrzahl der hellen Fasern an, welche vom Fuße des Ästhetes aufsteigen, ein Theil davon liegt an der Austrittsstelle der Mikrästheten (Fig. 14 k). Unterhalb derselben sind ovale Kerne mit deutlicher Kernstruktur sichtbar, um welche herum das granulirte Plasma sich schon schärfer gruppirt, so dass die Zellgrenzen ziemlich deutlich wahrnehmbar werden. Es sind dies jene Zellen, aus welchen die drüsenähnlichen Zellen hervorgehen. Die Scheitelkappe ist in diesem Stadium schon völlig ausgebildet, und ihre große Bildungszelle steht im Begriffe, zwischen den anderen Zellen hindurch nach dem Fuße des Ästhetes hinabzuwandern. Ihr Kern hat die schöne Kugelgestalt verloren und eine unregelmäßige Form angenommen. Die Wandung der Ästhetenbasis wird von lang ausgezogenen Epithelzellen geliefert (Fig. 14 e'). Diese gelangen nicht mehr in das Innere des Ästhetes, sondern bilden mit immer neu aufgenommenen Epithelzellen nur mehr eine Art Hülle um die hellen Fasern, mit denen zusammen sie also den Faserstrang darstellen. Das zweite Bildungsstadium des Ästhetes (auf Fig. 14), welches unterhalb des soeben beschriebenen sich befindet, gleicht in seinem Baue schon völlig einem alten Ästhete. Die drüsenähnlichen Zellen haben ihre charakteristische Form angenommen und schließen die schmalen Kerne der hellen Fasern zwischen sich ein. Die Bildungszelle der Scheitelkappe ist bis auf den Grund des Ästhetes herabgelangt, ihre Plasmamenge ist stark reducirt, und der Zellkern in ein größeres und ein kleineres Stück zerfallen. In anderen gleichwerthigen Stadien war der Kern der Bildungszelle der Scheitelkappe in zwei gleich große

Bruchstücke oder in drei von verschiedener Größe aufgelöst, welche aber stets am Fuße des Ästhetes gelegen waren. Der Faserstrang des zweiten Ästhetes auf Fig. 44 ist bereits zu einer ziemlichen Länge herangewachsen. An noch älteren Ästheten als dem soeben besprochenen tritt kaum noch eine merkliche Veränderung auf, nur der Faserstrang gewinnt noch stetig an Ausdehnung, wird aber dabei dünner, und der Rest der Bildungszelle von der Scheitelkappe kommt gänzlich zum Schwunde.

Die Anlage und Entwicklung der Ästheten bei *Chiton laevis*, *Ch. siculus* und *Acanthochiton* zeigt eine große Übereinstimmung mit der von *Ch. Polii*. Auch hier wird die Scheitelkappe von einer besonderen Bildungszelle abgeschieden (Fig. 45 und 46 *bs*). In einem Bildungsstadium bei *Ch. laevis*, welches genau dem auf Fig. 43 von *Ch. Polii* dargestellten entsprach, sah ich auch jene helle Faser wieder zur Bildungszelle aufsteigen. Die Kerne der Bildungszellen der Scheitelkappen von den genannten Arten besitzen ebenfalls eine runde Form, färben sich außerordentlich intensiv mit Karmin und liegen am unteren Ende der Bildungszelle, sind aber bedeutend kleiner als bei *Ch. Polii* (da auch ihre Scheitelkappen kleiner sind), und nur von der Größe der rundlichen Zellkerne, welche an der Austrittsstelle der Mikrästheten sichtbar sind (Fig. 45 *bk*). In späteren Stadien färben sie sich weniger stark und sind daher von jenen Zellkernen weniger leicht aus einander zu halten. Bei mittleren Entwicklungsstadien der Ästheten schien der Kern jener Bildungszelle noch seine ursprüngliche hohe Lage einzunehmen, so dass ich nicht anzugeben vermag, ob er wie bei *Ch. Polii* eine Wanderung nach der Basis des Ästhetes unternimmt oder an Ort und Stelle resorbiert wird (Fig. 45 *bk*). Die Differenzierung der drüsenähnlichen Zellen und der dazwischen liegenden Faserzellen, welche letztere ihre Verbindung mit dem Mantelgewebe nie aufgeben, erfolgt bei dieser Gruppe von Chitonen in einer analogen Weise wie bei *Ch. Polii*.

In den Präparaten von der *Chitonellus*-species habe ich kein Bildungsstadium eines Ästhetes von genügender Deutlichkeit ausfindig machen können.

Außer am Kiele und den Einkerbungen kommt am Schalenrande zur ästhetenbildenden Mantelkante der gesimsartige Vorsprung noch hinzu (Fig. 49 *ak, v*). Während des Wachstums der Schalen rücken die Ästheten gleichsam immer weiter in das Tegmentum hinein, in Wirklichkeit jedoch verlassen sie ihren Ort nicht, sondern das Mantelgewebe weicht zurück und vergrößert dabei die Schale durch Abscheidung der zur Schalenbildung erforderlichen Substanzen. In Folge dessen verlegen



die Faserstränge der jungen Ästheten ihren Ursprung allmählich von der Mantelkante auf die Fläche des gesimsartigen Vorsprunges, und schließlich bis auf dessen Schneide (Fig. 14 *fs*). Sind sie einmal hier angelangt, so können sie nicht mehr weiter vorrücken, sie werden stationär und spinnen sich durch fortwährende Aufnahme neuer Epithelzellen zu einer bedeutenden Länge aus, indem ihr Wachsthum sowie das der hellen Fasern in ihrem Inneren mit dem Wachsthum der Schalen gleichen Schritt hält. Der jeweilig durch Längenzuwachs gewonnene Theil der Faserstränge wird vom neugebildeten Articulamentum und Tegmentum zwischen sich gefasst und erhält auf diese Weise seine charakteristische horizontale Lage in der Berührungsfläche der beiden Schalenschichten. Wenn man erwägt, dass die Ästheten periodisch in regelmäßigen Reihen hinter einander entstehen, so ist leicht einzusehen, dass auf der Schneide des Mantelvorsprunges nach und nach die Ursprungsstellen vieler Faserstränge auf einander fallen und mit einander verschmelzen werden. So erklärt sich die oftmals beträchtliche Stärke der horizontal verlaufenden Faserstränge, welche aufrechte Zweige an die einzelnen Ästheten einer Reihe abgeben.

In der Gegend des Kieles und der Incisuren, wo der gesimsartige Mantelvorsprung fehlt, gerathen die Faserstränge in das Articulamentum hinein, indem ihre Ursprungsstelle von der Mantelkante allmählich auf die Epithelsohle des Articulamentums hinabgelangt (Fig. 17 *fs*, Fig. 18 *k*). Diese Faserstränge treten in jene schlitzartigen feinen Bohrungen ein, welche auf der Schalenunterseite im Kiele und an den Nähten sichtbar sind (Fig. 3 *n*).

Im entkalkten Zustande unterscheidet sich das Articulamentum durch die Schichtung seiner stark geschrumpften Substanz auf den ersten Blick vom ungeschichteten, homogenen Tegmentum, welches der Schrumpfung nur in sehr geringem Grade unterliegt. Nur die jüngsten Partien des Articulamentums, welche sehr reich sind an organischen Stoffen, schrumpfen nicht und lassen die Schichtung nicht hervortreten, wodurch sie dem Tegmentum sehr ähnlich sehen (Fig. 13 *a*). An den etwas geschrumpften Stellen der letzteren Schicht hebt sich der oberste Theil häufig in Form eines zarten Häutchens ab (die Epidermis nach MARSHALL, das Periostracum nach VAN BEMMELEN), welches zwischen den Chitinkappen der Ästheten ausgespannt ist (Fig. 13 *per*). Als eine Eigenheit von *Ch. Polii* und seinem nahen Verwandten von *Faro* ist zu erwähnen, dass das junge Tegmentum durch einen sattgelben Ton ausgezeichnet ist, welcher bei zunehmendem Alter der Schalentheile sich wieder verliert. Er scheint die braune Färbung des Tegmentums zu bedingen (Fig. 13 und 14).

### Das Wachsthum der Schalen.

Das Wachsthum der Schalen wird bedingt durch die Abscheidung von Kalksalzen und organischer Substanz von Seiten des Mantelepithels. Es kann demnach nur an jenen Stellen der Schalen von einer Größenzunahme die Rede sein, wo sie an das Epithel grenzen. Die achte Schale ist rings von Mantelgewebe eingefasst, wächst also an ihrer ganzen Peripherie, den übrigen sieben Schalen aber fehlt die Epithelbegrenzung am Hinterrande, wesshalb sie bloß an den Vorder- und Seitenrändern an Ausbreitung gewinnen können. Die Wachstumszone für das Tegmentum ist an der ästhetenbildenden Mantelkante gelegen und charakterisirt sich durch eingeschlossene Bildungsstadien der Ästheten. Durch den gesimsartigen Mantelvorsprung ist sie von der Wachstumszone des Articulamentums getrennt, außer im Bereiche des Kieles und der Nähte (resp. Incisuren), wo sie beide unmittelbar über einander zu liegen kommen. Während jedoch dem Tegmentum lediglich ein Flächenwachsthum eigen ist, besitzt das Articulamentum überdies noch ein Dickenwachsthum; denn auch seine Unterseite ruht dem Mantelepithel auf. Daher findet man, dass die Schalen ausgewachsener Chitonon viel dicker sind als die von jungen Thieren. Bei ganz jugendlichen Thieren mögen beide Schalenschichten ungefähr von gleicher Dicke sein, allmählich aber nimmt das Articulamentum an Mächtigkeit zu, bis es schließlich das Tegmentum bedeutend übertrifft, so dass dieses alsdann nur eine dem Articulamentum aufgelagerte dünne Decke darstellt. Auf welche Weise die Ästheten und ihre Faserstränge in die Schale hineingerathen, darauf wurde gelegentlich hingewiesen, als von deren Entwicklung die Rede war.

### Die Natur der Ästheten und Faserstränge.

Als MOSELEY im Tegmentum tropischer Chitoniden jene eigenthümlich modificirten Ästheten entdeckte, deren Bau in vielen Einzelheiten auf ein hoch entwickeltes Auge schließen ließ, trug er kein Bedenken mehr, auch den gewöhnlichen, weit einfacher gebauten Ästheten einen sensiblen Charakter zuzuschreiben, und vermuthete in ihnen — was am nächsten lag — eine Art Tastorgane, zumal dieser Familie der Mollusken die Tentakel fehlen. Die zu den Augen sowohl wie zu den gewöhnlichen Ästheten hinführenden Faserstränge hielt er für Nerven und glaubte, dass der fibrilläre Inhalt derselben aus Nervenfasern bestehe. Allerdings war er nicht im Stande, ihren direkten Zusammenhang mit dem Kiemeneingeweidenervenstränge nachzuweisen, meinte aber, dass sie wohl als Zweige jener Nervenäste zu betrachten

seien, welche B. HALLER seitlich von den Kiemeneingeweidenervensträngen ausgehen sah und bis unter die Schalen hin verfolgen konnte. Auf den Querschnitten durch *Chiton siculus* nun habe ich eine Stelle aufgefunden, an welcher ein starker Nerv sich von dem genannten Hauptnerven abzweigte und auf ein und demselben Schnitte fast ohne Unterbrechung seitlich bis unter die Schale in die Region einer Naht heranreichte, wo einige der starken Faserstränge das Articulamentum durchsetzten. Es hatte den Anschein, als ob ein Theil der Nervenfasern direkt in einen starken Faserstrang eintrete und dessen Inhalt bilde, während der Rest der Nervenfasern dicht unter dem Epithel hinzieht und die unteren Theile der benachbarten abgeschnittenen Faserstränge versorgt. Dieses Verhalten lässt eine doppelte Auslegung zu: entweder treten wirklich die Nervenfasern in die Faserstränge unmittelbar über und bilden deren Inhalt, alsdann wären diese eigentlich als Nervenstränge zu bezeichnen, oder die hellen Fasern der Faserstränge sind nur sehr lang ausgezogene Sinneszellen, welche von Nervenästen versorgt werden, und deren Kerne zwischen den drüsenähnlichen Zellen innerhalb der Ästheten gelegen sind. Die letztere Deutungsweise hat vielleicht noch mehr für sich als die erstere, wenn man bedenkt, dass beispielsweise auch bei den Actinien die Sinneszellen eine den hellen Fasern entsprechende lange dünne Form besitzen. An Stellen, wo keine Naht vom Schnitte getroffen war, bemerkte ich ferner bei *Chiton laevis* wiederholt, dass starke Nerven vom Hauptstamme in gleichbleibender Stärke bis in die Gegend des äußeren, unteren Randes des Articulamentums sich erstreckten, wo sie sich in einzelne Fasern und Faserbündel auflösten, die ich in ihrem weiteren Verlaufe unmöglich von dem umgebenden Gewebe, von Muskeln und Bindegewebe aus einander zu halten vermochte. Man darf aber auch hier mit Recht annehmen, dass ein Theil dieser Nervenfasern zu der ästhetenbildenden Mantelkante und dem gesimsartigen Vorsprunge hinzieht, um die jungen Ästheten sowohl wie die alten, beziehungsweise ihre Faserstränge zu innerviren. Die jungen Ästheten der Mantelkante und alle Faserstränge sind mit ihrem Grunde in das Mantelgewebe eingepflanzt, gehen jedoch nicht in dasselbe über, sondern sind von ihm scharf abgesetzt. Die in ihnen enthaltenen, nie allzu zahlreichen hellen Fasern reichen stets bis auf den Grund herab, ihren Übertritt ins Mantelgewebe konnte ich aber nirgends mit unzweifelhafter Sicherheit konstatiren. Dies scheint mir auch dafür zu sprechen, dass die hellen Fasern nur die langgestreckten unteren Enden der vom Epithel des Mantels abstammenden Sinneszellen sind, welche eine äußere, vom selben Epithel gelieferte zellige Umhüllung erhalten haben. Die



Faserstränge mögen auch wohl die Nährflüssigkeit für die Ästheten zu-leiten, da an ihrer Austrittsstelle aus dem Mantelgewebe (in der ästhetenbildenden Mantelkante, dem gesimsartigen Vorsprunge und im Bereiche der Nähte) stets größere Bluträume (*bl*) angetroffen werden und zwischen den einzelnen hellen Fasern stets eine geringe Menge feinen granulirten Plasmas sichtbar ist.

Da die Ästheten im Tegmentum sehr zahlreich vorhanden sind und so starke Nerven zu ihnen hinleiten, und da namentlich ihre Scheitelkappen eine so exponirte Lage einnehmen, so dürfte ihnen ohne Zweifel eine hohe sensitive Funktion eigen sein. MOSELEY erblickt in den Ästheten, wie oben erwähnt wurde, Tastorgane, eine Ansicht, welche mir der Wirklichkeit am nächsten zu kommen scheint, und welcher ich mich desshalb anschließe. Die Prüfung der lebenden Thiere auf Tastempfindungen ist wegen der Langsamkeit in ihren Bewegungen sehr misslich und hat mich zu keinem Resultate geführt. Genauere Versuche darüber wären noch anzustellen. Namentlich aber wäre es erwünscht, dass an gut konservirten augentragenden Chitoniden der histologische Bau der Augen erforscht würde, welcher sicherlich noch weit komplirter ist, als ihn MOSELEY bei dem unvollkommenen Erhaltungszustande seiner Präparate hat finden können. Es scheint mir nicht annehmbar zu sein, dass, wie MOSELEY meint, die Chitinkappen hervorgestoßen werden können, da die hierzu erforderlichen Muskeln in den Ästheten vermisst werden und das im intakten Zustande die Chitinkappen innig umschließende Tegmentum keine Bewegung derselben über die Grenzen seiner Elasticität zulässt.

Eine Zeit lang erschien es mir wahrscheinlich, dass man es in den Ästheten mit Leuchtorganen zu thun habe, in welchen bekanntlich Drüsenzellen eine große Rolle spielen, und welche ebenfalls eine augenähnliche Einrichtung annehmen können. Herr Dr. GRAEFFE, Inspektor an der zoologischen Station zu Triest, war so freundlich, auf mein Ansuchen die dort vorkommenden Chitonspecies auf ihre Leuchtkraft zu prüfen, doch haben seine Versuche ein negatives Resultat ergeben.

Bei Chiton Polii sind die Schalen stets von zahlreichen Algen bedeckt und durchbohrt, welche die Ästheten zerstören und die Schalen brüchig machen, so dass dieselben leicht abgenutzt werden. Nur in den jüngst gebildeten Schalentheilen kann man daher unversehrte und für die mikroskopische Untersuchung geeignete Ästheten ausfindig machen. Da also hier verhältnismäßig nur wenige intakte Ästheten vorhanden sind, so würden diese Chitonen anderen gegenüber, welche weniger von Algen zu leiden haben (wie beispielsweise *Ch. siculus*

und *Ch. laevis*), was Tastempfindungen anbelangt, sehr im Nachtheile sein.

## II. Das Integument des Mantelrandes.

### Der Mantelrand.

Wenn man mit Hilfe einer stärkeren Lupe den Mantelrand der Chitonon von der Rückenseite betrachtet, so offenbart sich je nach der Species ein verschiedenartiges Verhalten desselben. Bei *Chiton Polii* erscheint er dicht übersät mit kleinen, runden Körnern, welche etwa die Größe der Tegmentalhöcker besitzen. Es sind dies die Stacheln. Ähnlich war es bei jener *Chitonellus*art der Fall. Auf dem Mantelrande von *Acanthochiton fasc.* fallen zunächst Büschel von langen, nadelförmigen Stacheln auf, deren man im Ganzen 18 zählt (Fig. 4 *a, sb*). Nämlich zwischen je zwei auf einander folgenden Schalen steht beiderseits immer ein Büschel und außerdem vier vor der ersten Schale. Rings am äußersten Rande des Mantels, welchen wir bei allen Chitonon als Mantelsaum bezeichnen wollen, strahlen ebenfalls sehr lange, nadelartige Stacheln aus (Fig. 4 *a, ss*). Im Übrigen sind nur noch sehr spärliche, einzeln stehende Stacheln auf dem breiten Mantelrande sichtbar. *Chiton siculus* und *laevis* zeigen in Bezug auf den Mantelrand eine große Ähnlichkeit mit einander. Er trägt nämlich schuppenartig gestaltete Stacheln mit rautenförmiger Basis von verhältnismäßig beträchtlicher Größe, welche nach zwei verschiedenen Richtungen zu parallelen Reihen geordnet sind und gegen den Mantelsaum hin allmählich kleiner werden (Fig. 4). Am Mantelsaume stehen lange, aber sehr dünne und meist etwas geschlängelte borstenähnliche Stacheln, zwischen denen sich sehr dicht gestellte kürzere und zugleich stärkere Stacheln bemerkbar machen (Fig. 4 *ss*).

Wenn man von den verschiedenen Chitonon species Querschnitte anfertigt, so stellen diese in ihren Umrissen Kreissegmente dar. Die Mantelränder erscheinen alsdann in Gestalt von Dreiecken, indem die horizontale Bauchfläche und die schräg abfallende Rückenseite in einer scharfen Kante, dem Mantelsaume, an einander stoßen. Der Mantelrand enthält eben so wie der Fuß bedeutende Muskelmassen, welche den Thieren das feste Anpressen an die Unterlage ermöglichen. Er ist jedoch nicht bei allen Chitonon gleich mächtig entwickelt. Bei *Ch. siculus* und *laevis* ist er sehr flach (Fig. 20 *mr*), bei *Ch. Polii* ist er schon ziemlich gewölbt (Fig. 19 *mr*), bei *Acanthochiton fasc.* besitzt er bereits eine beträchtliche Ausdehnung (Fig. 18 *mr*); bei jener Art von *Chitonellus* endlich ist er so massig angelegt, dass er die Leibeshöhle an Größe außerordentlich übertrifft und zu beiden Seiten von ihr einen halb-

kreisförmigen Querschnitt zeigt (Fig. 24 *m*). Der Mantelsaum (*ms*) bildet deshalb auch hier keine so scharfe Kante mehr als bei den echten Chitonen; der Fuß hingegen ist sehr stark rückgebildet und liegt in einer an der Bauchseite des Thieres befindlichen Längsfurche (Fig. 24 *p*).

Dort wo die Bauchfläche des Mantelrandes an die Kiemenhöhle grenzt, verläuft bei den echten Chitonen stets ein mehr oder minder hervortretender Gewebswulst (Fig. 18, 19, 20 *w*), welcher in der Gegend der letzten Kieme stark anschwillt und rasch wieder niedriger wird, so dass am Hinterende des Thieres ein siphonähnlicher Kanal für die Zuleitung des Athemwassers entsteht. Wie auch schon REINCKE hervorgehoben hat, enthält dieser Wulst meist einen größeren blutgefäßartigen Hohlraum, oder es ist ein solcher wenigstens in seiner Nähe (Fig. 20 *bl*).

### Das Epithel des Mantelrandes.

Oberflächlich ist der Mantelrand stets von einer sehr dicken Cuticularschicht überzogen, welche von Stacheln förmlich starrt (Fig. 18, 19, 20 *c*). Ihre Mächtigkeit ist auf der Rückenseite eine bedeutendere als auf der Bauchseite *c'*; ein dem Periostracum des Tegmentums entsprechender Theil ist an ihr nicht zu sehen. Die ästhetetenbildende Mantelkante giebt die Grenze zwischen der Cuticula des Mantelrandes und dem Tegmentum an (Fig. 19 *uk*). Abgeschieden wird die Cuticula vom Mantelepithel, dem sie direkt aufruht. Das Mantelepithel, die Hypodermis der Autoren, ist, so weit sich über ihm Stacheln befinden, zum großen Theile in Papillen umgewandelt und nur zwischen denselben in seiner ursprünglichen Form vorhanden (Fig. 50 *e*). Seine Zellen erscheinen hier plattenförmig, und die Kerne derselben färben sich stark mit Karmin. In größeren Komplexen ist das einfache Mantel-epithel unterhalb der schuppenförmigen Stacheln von Chiton siculus und laevis sichtbar (Fig. 52, 64 *e*), die größte Ausdehnung erreicht es aber an der Basalfläche des Articulamentums. Von der Fläche gesehen zeigen seine Zellen eine polygonale Form, deren längliche oder sehr vielgestaltige Kerne zumeist einer Seite anliegen. Sie lassen Inter-cellularlücken zwischen einander frei (Fig. 22), ein Umstand, welcher für alle ektodermalen Epithelien der Chitonen bezeichnend ist.

Die Epithelpapillen des Mantelrandes unterscheiden sich in solche, welche nur aus gleichartigen Zellen bestehen, und in solche, an deren Aufbau sich zweierlei Zellen betheiligen. Die Papillen der ersteren Art werden von hoch aufgeschossenen, dünnen Epithelzellen gebildet, welche Lücken zwischen einander frei lassen und nur mit ihrem oberen, etwas verbreiterten Ende mit einander in Zusammenhang stehen. Im oberen Theile der Zellen ist das Plasma zu Körnchen geballt, und



in dieser Körnelung liegen die ovalen Zellkerne (Fig. 34 *ep*). Solche Papillen kommen in Verbindung mit Stacheln an der Unterseite des Mantelrandes von *Ch. Polii* vor (Fig. 28 *sp*); auf der Rückenseite des Mantelrandes sind sie sehr verbreitet und treten auf bei *Ch. Polii*, *siculus* und *laevis*, ferner bei *Chitonellus*, sind aber immer stachellos (Fig. 41, 52, 64 *ep*). Sehr hoch aufragende Stacheln der Rückenseite und des Mantelsaumes ruhen auf Papillen, welche auch nur aus einer Art von Zellen sich zusammensetzen, deren Plasma aber nicht in Körnchen aufgelöst ist, sondern eine Andeutung von Längsfaserung zeigt (Fig. 42 *sp*). Die Papillen der zweiten Art enthalten fadenförmige Zellen mit langgestreckten Kernen, welche vom Papillengrunde bis zur Spitze hinaufreichen und die Stützzellen repräsentiren, und dazwischen solche mit runden Kernen. Das Plasma der letzteren ist granulirt, und die zu den einzelnen Zellen gehörigen Theile waren mitunter sehr deutlich von einander abgegrenzt, so dass diese Zellen den drüsenähnlichen Zellen der Ästheten ganz ähnlich sahen (Fig. 49, 56 *sp*). Zuweilen war das Plasma solcher Zellen bei *Acanthochiton* zu einer von Karmin gefärbten kugeligen Masse zusammengeballt (Fig. 46 *ep*). Außer auf der Rückenseite von *Acanthochiton* stehen die Papillen der zweiten Art mit Stacheln in Verbindung.

### Die Stacheln und ihre Bildungsweise.

Die Stacheln sind in die mächtige Cuticula eingelassen und ragen aus derselben mehr oder minder hervor. Der Gestalt nach kann man unter ihnen zwei Hauptformen namhaft machen, cylindrische und schuppenförmige. Zu den ersteren gehört die große Mehrheit der Stacheln, letztere hingegen sind seltener und auf die Rückenseite des Mantelrandes gewisser Chitonen beschränkt (so bei *Ch. siculus*, *laevis* u. a.). Was zunächst die Cylinderstacheln anbelangt, so lassen sich an ihnen mehrere Theile unterscheiden: 1) der kalkige Theil des Stachels, dem wir wegen seiner meist langgestreckten Gestalt den Namen »Schaft« beilegen wollen, 2) der Chitinbecher und 3) der Chitiring, welcher indessen nicht allen Cylinderstacheln zukommt, sondern auch fehlen kann. Die beiden letzten Bezeichnungen sind von REINCKE eingeführt worden. Der Schaft (Fig. 37 *s*) besitzt eine sehr wechselnde Größe, ist entweder gerade oder bogig gekrümmt, seine Oberfläche ist glatt (alle Stacheln von *Acanthochiton*) oder mit Längsriefen versehen (Fig. 37 *rf*), wozu noch einige quer verlaufende Furchen hinzukommen können (Fig. 26). Bei einzelnen Chitonspecies ist nur der Schaft der Cylinderstacheln auf der Rückenseite des Mantelrandes braun pigmentirt, in der Regel ist er farblos. Der Chitinbecher (Fig. 37 *b*) erscheint

als Träger des Schaftes und umfasst in seiner Höhlung das untere Ende desselben. Er kann mehr oder weniger massig angelegt sein. Die Wandung desselben verjüngt sich nach oben hin und setzt sich als eine zarte chitinige Schicht auf den Schaft fort, ihn vollständig überziehend (Fig. 40 *sh*); wir wollen sie »Stachelhäutchen« nennen. Es bedingt hauptsächlich die Skulptur des Schaftes, indem es durch Anhäufung seiner Substanz die glänzenden Längsriefen desselben darstellt (Fig. 37 *rf*). Am Fuße des Chitinbechers befindet sich ein zapfenartiger Ansatz (der Zapfen), welcher bei mächtig entwickeltem Becher ziemlich lang und stark ist, eine Riefung besitzt und mit einem ebenen, stark lichtbrechenden Scheibchen abschließt (Fig. 40, 42 *z*). Bei mäßig entwickeltem Becher ist dieser Zapfen nur klein und mit einer gelenkgrubenähnlichen Vertiefung versehen (Fig. 27 *z*). Wie ich beobachtet habe, kommt der Ring stets nur im Vereine mit einem starken Chitinbecher vor, fehlt aber keineswegs den Stacheln der echten Chitonen ganz, wie REINCKE anzunehmen geneigt war. Als ein charakteristisches Merkmal des Ringes verdient hervorgehoben zu werden, dass er nicht aus einem einzigen Stücke besteht, sondern aus einer größeren Anzahl von Theilstücken (bis 10, 20 und mehr) zusammengesetzt ist, welche durch kleine Zwischenräume von einander getrennt, sich rings um den Zapfen des Bechers gruppiren (Fig. 37 *r*, 45).

Bei der zweiten Hauptform der Stacheln, den Schuppenstacheln, ist der dem Schaft der Cylinderstacheln entsprechende kalkige Theil sehr breit und dabei verhältnismäßig flach, wodurch sein schuppenartiges Aussehen bedingt wird. Er ruht auf einer rautenförmigen, chitinigen Basalplatte, welche dem Chitinbecher der Cylinderstacheln gleichzustellen ist, und welche an dem einen stumpfen Winkel ihrer Unterseite einen kleinen, mit einer gelenkgrubenähnlichen Vertiefung versehenen Zapfen trägt (Fig. 52 *z*). Die Oberfläche dieser Stacheln ist mit Reihen von Höckerchen besetzt (Fig. 51).

Alle Stacheln sind durch einen hellen Plasmafaden mit je einer Epithelpapille verbunden. Zu einer Papille gehört immer nur ein einziger entwickelter Stachel, wohl aber kann sie außerdem einen in Bildung begriffenen Stachel umschließen (Fig. 50 *js*). Eben so wie REINCKE konnte ich den Plasmafaden meist bis auf den Grund der Papille verfolgen, doch ist es auch mir nicht gelungen, seinen Übertritt in das darunter liegende Gewebe wahrzunehmen. Stets sah ich einen länglichen Zellkern dem Plasmafaden angeschmiegt, welcher entweder mehr in der Mitte der Papille oder an der Austrittsstelle des Plasmafadens aus ihr gelegen war (Fig. 28, 33 *k*). Die Plasmafäden endigen unter ihrem zugehörigen Stachel mit einer Anschwellung, deren auch

REINCKE in seiner Arbeit Erwähnung gethan hat, ohne jedoch auf die Einzelheiten ihres Baues näher einzugehen (Fig. 27, 28 *ek*). Das »Endkölbchen«, wie wir diese Anschwellung nennen wollen, umschließt einen im optischen Durchschnitte dreieckig erscheinenden Raum, welcher von einer dunklen, von Karmin ganz ungefärbten Substanz erfüllt wird, und schließt oben mit einem stark lichtbrechenden Scheibchen ab (Fig. 27 *es*). Nicht selten reichte eine feine, linienartige Fortsetzung der dunklen Substanz vom Endkölbchen innerhalb des Plasmafadens bis in die Nähe der Papille hinab (Fig. 33). Das Endkölbchen steht mit dem Zapfen des Chitinbechers niemals in unmittelbarer Berührung, sondern ist durch einen kleinen Zwischenraum davon getrennt. Bei Stacheln mit schwach ausgebildetem Chitinbecher ist das Scheibchen des Endkölbchens flach, wodurch dieses in Verbindung mit dem Plasmafaden einem Mikrästhete überraschend ähnlich sieht (vgl. Fig. 28 *ek* und Fig. 9 *mi*). Wenn hingegen der Chitinbecher stark entwickelt ist, nimmt das Endkölbchen dadurch eine etwas abweichende Form an, dass sein Scheibchen mehr oder weniger konkav eingedrückt ist (Fig. 40 *es*). Durch seine charakteristische Gestaltung und sein konstantes Vorkommen wird das Endkölbchen zu einem wesentlichen Theile eines ausgebildeten Chitonstachels und kann desshalb auch als Kennzeichen eines solchen dienen. So fand ich meine Vermuthung, dass die eigenthümlichen Kalkschuppen von *Ch. siculus* nur eine extreme Form der gewöhnlichen Cylinderstacheln seien, bestätigt, als es mir geglückt war, die hier schwer sichtbaren Endkölbchen unter ihnen ausfindig zu machen (Fig. 52 *ek*). Häufig bemerkte ich, dass bei größeren Stacheln der Plasmafaden sammt dem Endkölbchen von einer zellkernhaltigen, plasmatischen Scheide umhüllt war, innerhalb welcher aber der Plasmafaden in seinem Verlaufe deutlich sichtbar blieb (Fig. 27, 28 *sf*). Die mehrkernigen Epithelpapillen, welche HUBRECHT<sup>1</sup> und VAN BEMMEL<sup>2</sup> bei *Proneomenia Sluiteri* in Verbindung mit den Stacheln gefunden haben, entsprechen vielleicht den kernhaltigen Scheiden der Plasmafäden bei den Chitonon.

An einzelnen, nicht vollkommen klaren Stellen hatte es den Anschein, als ob mehrere Plasmafäden neben einander gegen den Becher hinaufzögen, was auch REINCKE aufgefallen war. Der wahre Sachverhalt dürfte aber der sein, dass eine den Plasmafaden umhüllende Scheide da ist, welche aber wegen ihrer faserigen Struktur ein Bündel von Plasmafäden vortäuscht. Da das Endkölbchen mit dem Zapfen nie in

<sup>1</sup> HUBRECHT, »*Proneomenia Sluiteri*«. Niederländ. Archiv f. Zool. Suppl.-Bd. I. 1884, 1882.

<sup>2</sup> a. a. O.



direkter Verbindung steht, so ist es offenbar, dass es nicht der Plasmafaden sein kann, welcher den Stachel am Ausfallen verhindert, denn dazu wäre er sammt seiner Scheide, wo dieselbe vorhanden ist, zu schwach, sondern es muss die starre Cuticularsubstanz sein, die den Stachel festhält.

Was die Entwicklung der Stacheln betrifft, so hat bereits REINCKE darauf hingewiesen, dass die erste Anlage eines Stachels immer in einer von Cylinderepithel ausgekleideten Einsenkung des Mantelgewebes erfolgt. Er hat zwei besondere Modi der Stachelbildung unterschieden, je nachdem die Bildungsstätte des jungen Stachels, die Epitheleinsenkung, von zwei Papillen überwältigt werde oder innerhalb einer einzigen Papille gelegen sei, wobei im letzteren Falle noch der Umstand hinzukommen könne, dass eine eigenthümlich gestaltete Zelle an den jungen Stachel sich ansetze, welche dann später in den Plasmafaden sich umwandle. Eine solche Zelle hat REINCKE nur bei der Stachelbildung zweier Chitonspecies beobachtet, mir hingegen ist sie bei meinen Untersuchungen so oft begegnet, dass ich einzig und allein je nach ihrem Vorhandensein oder Fehlen zwei Modi der Stachelentwicklung aufstellen möchte, welche sich einfach in folgender Weise charakterisiren lassen: 1) Eine durch ihre Gestalt und Größe ausgezeichnete Zelle, die Bildungszelle, spielt bei der Entwicklung des Stachels eine hervorragende Rolle; 2) eine solche ausgezeichnete Zelle ist nicht vorhanden oder doch nicht sichtbar. Der erstere Modus hat bei den echten Chitonen die größte Verbreitung, da er hier bei der Entstehung aller Cylinderstacheln zur Geltung kommt. Der zweite Modus ist bei den echten Chitonen weit seltener zu finden als der erste, ich habe ihn nur bei der Bildung der Schuppenstacheln beobachtet. Hingegen erfolgt bei Chitonellus die Bildung sämtlicher Stacheln, trotz ihrer cylindrischen Form, nach dem zweiten Modus.

Alle Stacheln von Chiton Polii sind Cylinderstacheln und entwickeln sich daher nach dem ersteren Modus. Dabei sind die einzelnen Bildungsstadien von einer solchen Klarheit, dass sie zum Studium am besten sich eignen. Wir wollen daher zunächst ihre Entwicklung schildern, so weit sie als typisch gelten kann. In seiner ersten Anlage erscheint der junge Stachel als ein helles, rundliches Bläschen im Innern einer Papille (Fig. 29 *js*). An der Peripherie zeigt es einen hellen Kontour, welcher dem Stachelhäutchen angehören dürfte. Getragen wird der junge Stachel von der Bildungszelle, welche in einer Epitheleinsenkung steht (Fig. 30, 34 *bz*). Die Bildungszelle ist leicht von den benachbarten Zellen zu unterscheiden. Ihr Zellleib ist verhältnismäßig groß und färbt sich nur wenig mit Karmin, wesshalb er sehr hell er-

scheint. Der Zellkern ist von entsprechender Größe, besitzt die Gestalt einer Kugel und lässt außer dem Kerngerüst einen großen Nucleolus deutlich erkennen (Fig. 29 u. ff.). Zu den Seiten der Bildungszelle, durch einen engen Zwischenraum von ihr getrennt, liegen gewöhnliche Cylinderzellen, deren Plasma sich mit Karmin sehr intensiv färbt und welche einen länglichen Zellkern besitzen (Fig. 29 *cy* u. ff.). Auch sie stehen noch in der Gewebseinsenkung. Sie berühren seitlich den jungen Stachel und bringen die Skulptur des Schaftes hervor, indem jeder Riefe eine anliegende Zelle entspricht. Vielleicht sind sie auch bei der Abscheidung von Kalksalzen für den jungen Stachel neben der Bildungszelle thätig. Wenn der junge Stachel heranwächst, drängt er die ihn umhüllenden Zellen der Papille aus einander und ragt mit der Spitze aus ihr hervor (Fig. 32, 33 *js*). Die Bildungszelle nimmt eine Zeit lang an Größe zu, währenddem der junge Stachel durch die neu gebildete Cuticula immer höher emporgehoben wird, und erreicht allmählich die volle Höhe der Papille. Sie nimmt dabei die Gestalt eines auf die Spitze gestellten Kegels an, indem ihre Basis sich mehr und mehr verengt. Mit ihrem breiten oberen Ende umspannt sie den ganzen flachen Grund des Stachels (Fig. 32, 34 *bz*). Wenn der Schaft seine völlige Größe erreicht hat, so gelangt der Chitinbecher zur Ausbildung. Dieser geht durch Verdickung des basalen Theiles des Stachelhäutchens hervor (Fig. 28 *b*). Die erforderliche Substanz, das Chitin, wird vielleicht außer von der Bildungszelle auch noch von den mit dem Stachelunterende in Berührung stehenden Cylinderzellen geliefert. Während der Bildung des Zapfens wird die Bildungszelle schon etwas schmaler (Fig. 28 *bz*), und ist dieser endlich zur Vollendung gelangt, dann erfährt die Bildungszelle eine merkwürdige Umwandlung. Sie löst sich von ihm ab und an ihrem oberen Ende wird ein stark glänzendes Scheibchen sichtbar, jenem ganz ähnlich, welches wir am Endkölbchen kennen gelernt haben (Fig. 29, 35 *ek'*). Indem nun der Kern aus der Mitte der Bildungszelle herausrückt, sich verkleinert und an Deutlichkeit verliert, gewinnt der Leib der Bildungszelle immer mehr die charakteristische Gestalt des Endkölbchens und ihr unteres Ende wird zum Plasmafaden. Was das schließliche Schicksal des Kernes ist, habe ich in meinen Präparaten nicht genau ermitteln können; denn das letzte geschilderte Stadium ist nur sehr selten zu finden, wahrscheinlich desshalb, weil es sehr rasch durchlaufen wird. Ich vermute aber, dass der Zellkern am Plasmafaden, welcher häufig an der Austrittsstelle desselben aus der Papille sichtbar ist (Fig. 33 *k*), mit jenem identisch sei. Der Ring, wo er vorhanden ist, ist sicher nur ein Produkt der Cylinderzellen, was schon daraus hervorgeht, dass er außer dem Bereiche der Bildungszelle ge-

legen ist (Fig. 29r) und sich aus so viel Theilen zusammensetzt, als an seiner Entstehung Cylinderzellen betheiligt sind. Sehr hübsch konnte ich dies auf Schnitten wahrnehmen, welche nur durch den äußersten Mantelsaum von Acanthochiton gingen und die in Bildung begriffenen Ringe trafen. An jedes Theilstück des Ringes legte sich hier eine besondere Cylinderzelle an. Der fertige Stachel wird durch die vom Epithel der Umgebung beständig abgesonderte Cuticula immer höher emporgehoben und gleichzeitig zieht sich der mit dem Endkölbchen in Verbindung stehende Plasmafaden in die Länge. Je älter ein Stachel ist, desto mehr hat er sich vom Mantelepithel entfernt, und desto länger ist sein Plasmafaden, welcher zur Papille hinführt. Es mag sich zuweilen, insbesondere bei sehr starken Stacheln, ereignen, dass einzelne Zellen der Papille mit dem Endkölbchen zugleich von der Cuticula emporgetragen werden, welche alsdann die zellige Scheide des hellen Plasmafadens darstellen (Fig. 27, 28 sf).

Wie bereits erwähnt wurde, entwickeln sich die Schuppenstacheln von Chiton siculus und laevis nach dem zweiten Modus, ohne erkennbare Bildungszelle. Auf Schnitten, welche den äußersten Mantelsaum allein treffen, sieht man oft ganz junge, unverletzte Stacheln im natürlichen Zusammenhange mit dem Epithel. Sie zeigen alsdann eine Wetzsteinform, da ihre Breite im Verhältnis zur Länge sehr gering zu nennen ist und ihre beiden Enden abgerundet sind. In ihrer Umgebung sind die Epithelzellen erhöht und zu einer langgestreckten Papille angeordnet. Die jüngsten Stacheln liegen eingehüllt in diesen Papillen, ältere hingegen sind nur noch rings am Rande von Zellen der Papille bedeckt, welche auch hier die Skulptur derselben verursachen. Wenn nun solche frühe Entwicklungsstadien der Schuppenstacheln vom Schnitte quer getroffen werden, so zeigen sie mit den entsprechenden Stadien der Cylinderstacheln eine große Ähnlichkeit. Sie erscheinen dann ebenfalls als runde Bläschen, über denen die Zellen der Papille sich zusammenneigen (Fig. 54 s'). Während aber die jungen Cylinderstacheln der eigenthümlich gestalteten Bildungszelle aufruhcn, sucht man hier vergeblich nach einer analogen Zelle. Die Zellen unterhalb der Stachelanlage unterscheiden sich hier gar nicht von einander und färben sich alle ziemlich intensiv mit Karmin. Ich mochte die auf einander folgenden Schnitte prüfen, welche noch Antheile ein und desselben in Entwicklung begriffenen Schuppenstachels enthielten, so konnte ich doch nie mit voller Sicherheit jene Zelle herausfinden, welche das Endkölbchen liefert, das jedenfalls auf eine ähnliche Weise zu Stande kommen muss, wie dasjenige der Cylinderstacheln der echten Chitonen. Die späteren Bildungsstadien der Schuppenstacheln von Ch. siculus



und laevis sollen wegen ihrer Verschiedenheit noch besonders behandelt werden.

Trotzdem die entwickelten Stacheln von *Chitonellus* eine so große Übereinstimmung mit den Cylinderstacheln der echten Chitonen zeigen, so lehnt sich doch ihre Bildungsweise an diejenige der Schuppenstacheln an, da auch sie durch den Mangel einer eigentlichen, ausgezeichneten Bildungszelle charakterisirt wird. Die junge Stachelanlage besitzt aber hier keine langgestreckte Form, sondern eine mehr kugelartige, wie die neuen Cylinderstacheln der echten Chitonen.

Nachdem wir die beiden Hauptformen der Stacheln in Bezug auf ihren Bau und ihre Bildungsweise im Allgemeinen kennen gelernt haben, wollen wir daran gehen, die Stacheln einzelner Species im unentkalkten und entkalkten Zustande noch etwas genauer zu beschreiben. Die Stacheln sind nämlich nicht allein bei verschiedenen Species verschieden an Gestalt und Größe, sondern zeigen auch bei ein und derselben Art bedeutende Unterschiede, je nachdem sie auf der Rücken- oder Bauchseite oder am äußersten Saume des Mantelrandes vorkommen. Nach ihrem Standorte wollen wir sie demnach im Folgenden eintheilen in Rückenstacheln, Bauchstacheln und Saumstacheln, wozu noch bemerkt werden mag, dass bei einzelnen Chitonen sogar mehrere Formen von Rücken- und Saumstacheln unterschieden werden können. Wenn wir diese Eintheilung der Stacheln mit der früher gegebenen in Einklang bringen, so ergibt sich, dass die Bauch- und Saumstacheln sämmtlicher von mir darauf untersuchten Species Cylinderstacheln sind, bei *Chiton Polii*, *Acanthochiton* und *Chitonellus* auch noch die Rückenstacheln, während die Rückenstacheln von *Ch. siculus* und *laevis* Schuppenstacheln sind.

Die Rückenstacheln sind meist niedrig, aber stark entwickelt, sind häufig pigmentirt und stets mehr oder minder dorsalwärts gebogen. Als besonderes Merkmal der Saumstacheln ist hervorzuheben, dass sie in der Regel durch ihre Länge vor den übrigen sich auszeichnen und mehr oder minder emporgerichtet sind. Die Bauchstacheln sind überall nur klein und schief nach auswärts gerichtet. Bei *Chiton siculus* und *laevis* zeigen sie das Extrem dieser Richtung, indem sie mit ihrer Längsseite dem Mantelepithel angepresst sind. Die Bauchstacheln haben mit den Saumstacheln das gemein, dass ihr Schaft stets ungefärbt ist.

### Die Stacheln von *Chiton Polii*.

Rückenstacheln. Wenn man die gewöhnliche starke Form der Rückenstacheln aus der Cuticula aushebt und im unentkalkten Zustande unter dem Mikroskop betrachtet, so stellen sie sich dar als dunkel-

braun pigmentirte, undurchsichtige, cylindrische Körper, welche schwach gebogen sind (Fig. 23). Sie sind nicht ganz stielrund, sondern vom Rücken her ein wenig zusammengedrückt und leiten so zu den Schuppenstacheln hinüber. Auf der Oberfläche derselben verläuft eine Anzahl gelbglänzender Riefen vom flachen Fuße des Schaftes gegen die Spitze zu (Fig. 23 *rf*). Der breite Chitinbecher hebt sich als ein schmaler, gelbglänzender Saum vom Schaft ab. Ein Ring ist niemals vorhanden. Auf den entkalkten und gefärbten Querschnitten erscheinen an Stelle dieser Stacheln Höhlungen in der Cuticularschicht, theils unmittelbar über den Epithelpapillen, theils eine Strecke über denselben. Fig. 27 zeigt zwei axial getroffene und einen angeschnittenen solchen Stachel. Der dünne Chitinbecher (*b*) geht in das Stachelhäutchen (*sh*) über. An den zwei axial getroffenen Stacheln ist der Zapfen des Bechers sichtbar, unter dessen gelenkgrubenartiger Vertiefung das Endkölbchen (*ek*) liegt. In der Höhlung der Stacheln sind horizontale Lagen einer intensiv gelben Substanz ausgespannt, welche im unentkalkten Schaft gleichmäßig vertheilt sein mag, wie die im jungen Tegmentum enthaltene. Sie dürfte die braune Färbung der Stacheln bedingen. Die zu diesen Rückenstacheln gehörigen Papillen sind flaschenförmig, bei jüngeren Stacheln sind sie ganz ins Gewebe eingesenkt (Fig. 27 *sp*), bei älteren liegen sie in hügelartigen Vortreibungen des Gewebes. Sie enthalten nur wenige rundliche und längliche Zellkerne in einer geringen Menge hellen Plasmas. Nur selten besaß die Papille, die zu einem alten, schon weit abgehobenen Stachel in Beziehung stand, die Form einer stachellosen Papille. Der Plasmafaden war alsdann von einer kernhaltigen Scheide umgeben (Fig. 27 *sf*). Die auf einander folgenden Stadien der Entwicklung dieser Stacheln sind schon besprochen worden. Es ist bloß noch nachzutragen, dass die jungen Stacheln bereits von der erwähnten gelben Substanz erfüllt sind (Fig. 31, 32), und dass das Stachelhäutchen, so weit die Bildungszelle ihm anhaftet, ebenfalls den gelben Ton zeigt (Fig. 34). Außer der soeben beschriebenen Form der Rückenstacheln kommt bei *Ch. Polii* noch eine andere vor. Diese stehen in ziemlich sparsam verstreuten Büscheln zu vier und mehreren beisammen auf ungefähr der halben Höhe des Mantelrandes. Sie sind von rundem Querschnitte und viel schwächer als die Hauptform. Ihr Schaft erreicht nur eine mäßige Länge, ist ungefärbt und ohne Skulptur (Fig. 24 *s*). Der Chitinbecher ist so mächtig angelegt, dass er die Hälfte der Stachellänge ausmacht (Fig. 24, 29 *b*). Der stets vorhandene Ring ist nicht stark entwickelt und seine Substanz nur wenig kompakt, so dass er unter dem Mikroskop gekörnelt erscheint (Fig. 29 *r*). Die fertigen Stacheln stehen auf

hügelartigen Vortreibungen des Mantelgewebes; ihre Papillen gleichen den stachellosen (Fig. 29 *sp*). Ganz ähnliche Stachelformen beschreibt THIELE von *Ch. rubicundus*. Ihre Entwicklung weicht von dem früher geschilderten Schema nicht ab.

Die Bauchstacheln sind einheitlich gestaltet, nur nehmen sie von der Kiemenhöhle aus gegen den Mantelsaum hin stetig an Größe zu, so dass in dessen Nähe die größten Bauchstacheln zu finden sind (Fig. 28 *vs*). Der kurze Schaft ist ein wenig gekrümmt, ungefärbt und mit leicht erhabenen Längslinien versehen (Fig. 25). Der Chitinbecher ist dünnwandig und trägt einen kleinen Zapfen (Fig. 28 *vs*, 33 *z*). Ein Ring ist nie vorhanden. Ihre Papillen zeigen den Bau der stachellosen auf der Rückenseite, und an der Austrittsstelle des Plasmafadens aus denselben war stets ein länglicher Zellkern sichtbar (Fig. 28, 33 *k*). Der organische Rest der jüngeren entkalkten Stacheln war in unregelmäßige, von Karmin stark gefärbte Stücke zerfallen (Fig. 28, 33 *i*). In der Entwicklung stimmen diese Stacheln mit den Rückenstacheln überein; ihre erste Anlage erfolgt unzweifelhaft innerhalb einer bereits bestehenden Papille. Anfänglich liegt der junge Stachel vertikal in der Papille, geht aber später immer mehr in die charakteristische schiefe Lage des fertigen Stachels über (Fig. 30, 33). Die Bildungszelle besitzt in den mittleren Stadien eine sanduhrförmige Gestalt (Fig. 33 *bz*).

Die Saumstacheln zeichnen sich vor den übrigen Stacheln durch ihren kolossalen Schaft aus, so dass sie schon bei starker Lupenvergrößerung als zarte Fransen des Mantelsaumes sichtbar sind. Der Schaft ist ungefärbt, nur schwach gebogen, und an seiner Oberfläche mit längsverlaufenden glänzenden Leisten besetzt, zu denen mitunter noch einige seichte Querfurchen hinzukommen (Fig. 26). Der Chitinbecher ist dickwandig und trägt einen scharf abgesetzten Zapfen und ein deutliches flaches Scheibchen (Fig. 26, 28 *sb*). Der Chitinring, welcher nie fehlt, ist wie bei der zweiten Form der Rückenstacheln nur wenig kompakt (Fig. 26, 28 *r*). Die Saumstacheln können als riesig entwickelte Bauchstacheln aufgefasst werden, mit denen sie auch das gemeinsam haben, dass ihre Papillen aus einerlei Zellen aufgebaut sind. Der Plasmafaden älterer Stacheln war zur Gänze in einen mächtigen, vielzelligen Fortsatz der Papille (die Scheide) eingehüllt (Fig. 28 *sf*). Das Scheibchen des Endkölbchens ist nur wenig konkav. Die Bildungszelle erreicht hier eine enorme Größe (Fig. 28 *bz*).

In der Nähe der ästhetenbildenden Mantelkante wiederholen sich auf meinen Schnittserien von *Ch. Polii* regelmäßig an bestimmten Stellen, wo die Stacheln fehlen, sehr seltsame Gebilde. Helle Fasern, ähnlich denen, welche sonst zum Endkölbchen der Stacheln hinführen,



steigen oft zu mehreren aus einer Papille auf und schließen oben mit einer Anhäufung äußerst feiner Bläschen ab, welche in wechselnder Höhe in der Cuticula gelegen sind (Fig. 36 *pb*). Auch an der Papille eines Saumstachels habe ich einmal ein gleiches Gebilde gefunden (Fig. 29 *pb*). REINCKE hat bei *Chitonellus fasciatus* ähnliche aber weit größere solche Bläschen mit heller Faser gesehen, die in eine Papille hinabreichte. Er hält sie für Reste verloren gegangener Stacheln, welche mitunter in mittlerer Höhe eine ähnliche, bläschenförmige Anschwellung zeigten. In ähnlicher Weise möchte ich die gestielten Bläschen bei *Chiton Polii* und *Acanthochiton* (Fig. 49 *pb*) deuten, wo ich sie auch wiederholt, und zwar nur an stacheltragenden Papillen beobachtet habe. Ihr zarter Plasmafaden mag demnach auch einmal zu einem Stachel in Beziehung gestanden haben, welcher aber schon längst abgestoßen ist. Nach dem Ausfallen des Stachels werden diese Plasmafäden bis an die Oberfläche der Cuticula aufgereicht haben, wie auch in Fig. 28 *f'* ein Fall abgebildet ist. Ich stelle mir nun vor, dass diese Plasmafäden an der Spitze der Papille abreißen und mit der oberen Schicht der Cuticula nach und nach abgenutzt werden. Nach einiger Unterbrechung beginnt der Plasmafaden wieder zu wachsen und nimmt an seiner Spitze eine kleine Menge Plasma aus der Papille mit, welche ihm als Bläschen aufsitzt. Mehrere solche gestielte Bläschen könnten nur dann gemeinsam aus einer Papille entsteigen, wenn in ihr mehrere Stacheln nach einander zur Anlage kamen, was bei den Bauchstacheln von *Ch. Polii* und *Acanthochiton* der Fall ist; ob dies jedoch auch für die stacheltragenden Papillen der Rückenseite gilt, dafür habe ich keinen sicheren Beleg gefunden. — Eine andere Erklärungsweise wäre die, dass die Plasmafäden der gestielten Bläschen nie mit Stacheln in Verbindung gestanden haben, sondern dadurch hervorgegangen sind, dass die Cuticula bläschenförmige Theile von den Papillen abschnürt, welche mit den Papillen durch Plasmafädchen verbunden bleiben.

Von *Neomenia gorgonophila* bildet KOWALEVSKY<sup>1</sup> sehr große, vom Epithel in die Cuticula hoch aufragende, gekörnelt Zellen mit je einem großen Zellkerne ab. Derselben Gebilde von *Neomenia* thut auch A. HANSEN<sup>2</sup> Erwähnung. Ob sie vielleicht zu den Stacheln in Beziehung stehen, wird von den beiden Autoren nicht angegeben. Desshalb erscheint es mir zweifelhaft, ob sie ohne Weiteres als Homologa der gestielten Bläschen innerhalb der Cuticula der Chitonen aufgefasst werden dürfen. A. HANSEN vermuthet, dass die großen, keuligen Zellen von

<sup>1</sup> »*Neomenia corallophila*«, 1884.

<sup>2</sup> »*Neomenia*, *Proneomenia* und *Chaetoderma*«. Bergens Museums Aarsberetning. 1888.

Neomenia mit den größeren runden klaren Zellen bei Chaetoderma verglichen werden können, welche zwischen den Cylinderzellen unter der Cuticula sich vorfinden und gar nicht in die Cuticula hineinragen. Da nun A. WIRÉN<sup>1</sup> diese runden klaren Zellen von Chaetoderma als die Bildungsstätten der Kalkstacheln bezeichnet, so dürften sie den Bildungszellen der Cylinderstacheln der Chitonon gleichzustellen sein.

Bei jener Chitonspecies, welche Herr CORI für mich in Faro bei Messina gütigst gesammelt und konservirt hat, gleichen die Stacheln in Bezug auf Bau und Entwicklung fast vollständig denen von Ch. Polii. Im unentkalkten Zustande habe ich sie jedoch nicht untersuchen können.

### Die Stacheln von Chitonellus sp.?

An die Stacheln von Ch. Polii schließen sich der Gestalt nach zunächst die von der Chitonellusspecies aus der Algoabai an. Wie das Thier selbst, so sind auch seine Stacheln verhältnismäßig sehr groß und stecken in einer außerordentlich mächtigen Cuticula. Ein gemeinsames Merkmal dieser Stacheln ist, dass alle ohne Unterschied mit einem dickwandigen Chitinbecher und einem aus zahlreichen breiteren oder schmäleren Theilstücken zusammengesetzten Ringe ausgestattet sind (Fig. 37, 38 *r*). Die Rückenstacheln sehen plump aus. Ihr Schaft ist sehr dick, tief kanellirt und zeigt eine braune Färbung, welche ihn für das Licht undurchlässig macht. Die erhabenen Riefen waren gelbglänzend (Fig. 37 *r'*). Sehr häufig waren diese Stacheln von Bohralgen durchlöchert. Die Bauchstacheln sind auch hier wieder sehr klein und wie die langen, aufwärts gekrümmten Saumstacheln ungefärbt und seichter gerieft als die Rückenstacheln (Fig. 38). Die zu den Stacheln gehörigen Papillen sind in das Mantelgewebe eingesenkt (Fig. 44 *sp*), welches nur bei älteren, weit abgehobenen Stacheln hügelartig in die Cuticula sich vorwölbt. Eine den Plasmafaden umhüllende Scheide war häufig sichtbar. Bei sehr starken Stacheln ist das Scheibchen des Endkölbchens groß und tief konkav eingedrückt (Fig. 40 *ek*). Auf den Präparaten war sehr oft an schief getroffenen Stacheln noch oberhalb der Cuticula ein Stück des Stachelhäutchens wahrnehmbar, welches die Skulptur des Schaftes zeigte (Fig. 44 *sh*). Wenn ich so einstellte, dass der Ring im optischen Durchschnitte erschien, so sah das untere Ende seiner Theile wie zerfasert aus und der Zapfen erschien fein kanellirt (Fig. 42 *z*). Im Chitinbecher jüngerer Stacheln war oberhalb des Zapfens eine dunklere Stelle sichtbar. Die Substanz des Bechers erwies sich häufig als aus horizontalen Schichten bestehend (Fig. 42).

<sup>1</sup> »Mittheilungen über den Bau des Chaetoderma nitidulum«. Verh. des biolog. Vereins. Stockholm 1890.

An den ungefärbten, großen Saumstacheln, welche durchsichtig sind, konnte ich bei mittlerer Einstellung eine Struktur des unentkalkten Schaftes konstatiren (Fig. 40). Ich sah in der kalkigen Substanz helle, dunkler umsäumte parallele Querstreifen in unregelmäßigen Abständen von einander und eine hindurchgehende sehr zarte Längsstreifung. Auch an den Stacheln von *Chaetoderma nitidulum* nahm L. GRAFF<sup>1</sup> eine ähnliche parallele quere Streifung wahr, welche durch die Einwirkung von Essigsäure noch weit schärfer hervortrat; einer Längsstreifung thut er keine Erwähnung. Eine Art Längsstreifung bemerkte ich auch in der organischen Substanz jüngerer Stacheln, welche hier noch in reichlicher Menge vorhanden ist und nach dem Entkalken sich in Gestalt eines langen Pfropfes zusammenballt (Fig. 44 i).

### Die Stacheln von *Acanthochiton fascicularis*.

Wenn man aus den verschiedenen Gegenden des Mantelrandes von *Acanthochiton* frische Stacheln abhebt und mikroskopisch untersucht, so findet man, dass auch hier wiederum die drei Bezirke durch besondere Stachelformen gekennzeichnet sind. Allen diesen Stacheln ist gemeinsam, dass sie farblos sind und keine Oberflächenskulptur zeigen, also vollkommen glatt sind. Charakteristisch für die Rückenseite sind sehr kleine und schwache, gar nicht oder nur wenig gebogene nadel-förmige Stacheln, welche in sehr großer Zahl zwischen den Papillen in der Cuticula stecken (Fig. 44). Außerdem sind aber hier noch ungeheuer lange (über 2 mm), scharf zugespitzte Stacheln vorhanden (Fig. 43), welche in tiefen Gruben des Mantelrandes zu Büscheln vereint beisammen stehen und schief gegen den Rücken des Thieres zu gerichtet sind (Fig. 20 sb). Der Zahl und Anordnung dieser Stachelbüschel wurde bereits gedacht. Die einzelnen Stacheln sind schon mit bloßem Auge wahrnehmbar; ihre riesige Länge wird durch den Schaft bedingt. Dergleichen Stacheln, welche in tiefen Gruben des Mantelgewebes büschelweise beisammen stehen, beschreibt MIDDENDORFF auch von *Cryptochiton*. Er hat sie Borsten genannt. Wie aber VAN BEMMELEN hervorhebt sind auch diese Stacheln von *Cryptochiton* kalkiger Natur, wesshalb der Name »Borsten« von MIDDENDORFF nicht passend gewählt erscheine. Nach den Zeichnungen, welche von *Cryptochiton* gegeben worden sind, und den Bemerkungen VAN BEMMELEN's über die zu Büscheln vereinten Stacheln zu urtheilen, will es mich überhaupt bedünken, als ob *Cryptochiton* ein naher Verwandter von *Acanthochiton* sei.

Bei *Acanthochiton* sind in den Büscheln nur die Stacheln am

<sup>1</sup> Anatomie des *Chaetoderma nitidulum*. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876.



äußeren Grubenrande vollständig ausgebildet (Fig. 20 *sb*). Das Wachstum des Schaftes derselben ist abgeschlossen und an seinem unteren Ende ist ein kurzer, dickwandiger Becher und ein aus Theilstücken bestehender Ring abgeschieden (Fig. 43, 43 *r*). Der unentkalkte Schaft zeigt im Inneren eine zarte Längsstreifung. An Stacheln, welche aus der Tiefe der Grube ihren Ursprung nehmen, ist der Chitinbecher nur schwach und der Ring gar nicht entwickelt. Zwischen den langen, starken Stacheln der Büschel stehen noch dünnere bis sehr dünne nadelförmige Stacheln, welche gleichfalls eine bedeutende Länge besitzen und die von den starken Stacheln frei gelassenen Lücken ausfüllen. Außer in den Gruben finden sich lange starke Stacheln auch noch hin und wieder zwischen den Papillen in der Cuticula der Mantelrückenseite vor. Die Bauchstacheln stehen dicht gedrängt und sind schief nach auswärts gerichtet. Ihr Schaft ist von mäßiger Länge, läuft in eine scharfe Spitze aus und lässt dieselbe innere Struktur erkennen wie derjenige der langen Rückenstacheln (Fig. 46). Der Chitinbecher ist dünnwandig; der Ring, welcher fast immer vorhanden ist, erscheint schief abgestutzt, und zwar so, dass der mächtigere Theil desselben median zu liegen kommt (Fig. 49 *r*). Da der Ring in meinen Präparaten sich mit Karmin stark gefärbt hatte, so gewann er in Anbetracht seiner eigenthümlichen Form im optischen Durchschnitte beinahe das Aussehen eines Zellkernes, welcher dem Endkölbchen anliege. Nur die längsten Bauchstacheln in der Nähe des Mantelsaumes entbehren eines Ringes. Die Saumstacheln stehen nicht genau horizontal ab, sondern sind etwas nach oben gerichtet. In Bezug auf ihren Bau und ihre Größe gleichen sie vollkommen den in Büscheln bei einander stehenden Stacheln der Rückenseite. Die völlig ausgebildeten unter ihnen sind mit einem dickwandigen, kurzen Chitinbecher und einem starken Ringe ausgestattet.

Einen Theil von der äußeren Wandung einer Grube, welcher ein Stachelbüschel eingepflanzt ist, zeigt Fig. 47. — Man sieht hier drei verschieden weit vorgeschrittene Entwicklungsstadien starker Stacheln, dazwischen zwei schwächere, fertige und einige sehr dünne. Der Schaft des Stachels  $e_1$  ist noch im Wachstume begriffen; sein unteres Ende ist in die Papille eingesenkt und wird von einem dünnwandigen Becher umfasst. An diesen, seiner ganzen Breite nach, legt sich die riesige Bildungszelle von typischem Baue an ( $e_1$ ,  $bz$ ). Die übrigen Zellen der Papille schließen sich innig an den Schaft oberhalb des Chitinbeckers an. Alle Stacheln der Gruben mit Ausnahme derjenigen vom oberen Rande derselben habe ich in diesem Stadium angetroffen, was wohl darauf hindeutet, dass sie ein unbegrenztes Wachstum besitzen. Es

ist daher auch erklärlich, dass VAN BEMMELN bei den gleichwerthigen Stacheln von *Cryptochiton* den dünnen Becher leicht übersehen konnte, wenn er solche aus der Grubensohle stammende untersuchte. Am Grunde der Gruben sind die Zellen der Epithelpapillen sehr lang und schmal und die zu den einzelnen Papillen gehörigen Antheile nicht deutlich von einander abgegrenzt (Fig. 48). Ein älteres, vorgeschrittenes Bildungsstadium zeigt der Stachel  $e_2$  auf Fig. 47. Der Becher und sein Zapfen sind ihrer Vollendung nahe. Die dem Zapfen anhaftende Bildungszelle hat sich schon bedeutend eingeschränkt. Noch weiter entwickelt ist der höher gelegene Stachel  $e_3$ . Hier ist auch der Ring bereits ausgebildet, und die Bildungszelle steht im Begriffe, das Endkölbchen zu formen, dessen Scheibchen schon zur Abscheidung gelangt ist ( $e_3$ ,  $es$ ). An den beiden schwächeren Stacheln ( $s_1$  und  $s_2$ ) ist auch das Endkölbchen vollendet, und die Stacheln sind daher als fertige zu betrachten. Die Bildungsweise der Saumstacheln erfolgt genau so, wie die der zu Büscheln vereinten Stacheln. Die frühesten Entwicklungsstadien, welche nur sehr selten anzutreffen sind, bieten nichts Bemerkenswerthes dar.

Zu den Bauchstacheln führen die Plasmafäden von der distalen Seite der Papillen (Fig. 49 *f*), ihr Endkölbchen liegt in der Höhlung des schief abgestutzten Ringes. An Stelle des Zapfens ist am Chitinbecher nur eine gelenkgrubenartige Vertiefung vorhanden. Den Papillen der Bauchseite des Mantelrandes sah ich nicht selten größere gestielte Bläschen entsteigen, ganz ähnlich jenen bei *Ch. Polii* erwähnten (Fig. 49 *pb*). Die Anlage der Bauchstacheln erfolgt hier deutlich innerhalb einer bereits bestehenden Papille, welche oftmals noch einen fertigen Stachel trägt. Der längliche, zugespitzte junge Stachel, welcher einer kleinen, aber deutlich sichtbaren Bildungszelle aufrucht, wird von länglichen, mit Karmin dunkel sich färbenden Zellen rings umgeben (Fig. 50 *js*).

### Die Stacheln von *Chiton sculus*.

Die schuppenförmigen Rückenstacheln von *Ch. sculus* sind im entkalkten Zustande bereits einmal von VAN BEMMELN untersucht worden, doch hat er sie nicht als Stacheln erkannt und mit der sie umgebenden Cuticula des Mantelrandes zusammengeworfen. In seiner Proefschrift nennt er die Species, an welcher er seine Untersuchungen hauptsächlich durchgeführt hat, *Chiton marginatus*. Allein aus allen Details, welche er von den Stacheln sowie von den Ästheten anführt und abbildet, scheint mir klar hervorzugehen, dass es *Ch. sculus* gewesen sei. — Die Schuppenstacheln von *Ch. sculus* sind groß und stark. Ihr kalkhaltiger Theil erhebt sich auf einer chitinigen, rauten-

förmigen Basis, der Basalplatte, welche hier die Stelle des Chitinbeckers vertritt. Das obere Ende des Stachels ist nach dem Rücken des Thieres zu umgebogen. Die Oberfläche ist mit kleinen, warzenartigen Erhöhungen bedeckt, welche in konvergenten Reihen nach der Spitze zu verlaufen (Fig. 51). Fig. 52 stellt einen vom Schnitte in der Richtung der kürzeren Diagonale der Basalplatte getroffenen entkalkten Schuppenstachel dar. Die chitinige Basalplatte (*bp*) liegt hier dem Plattenepithel des Mantels unmittelbar auf, bei älteren Stacheln ist sie etwas davon abgehoben. Sie ist durchgehends von ziemlich derselben Stärke und ein wenig wellig gebogen. Am distalen, stumpfen Ende der Basalplatte befindet sich der konkav ausgehöhlte kleine Zapfen (*z*), unterhalb dessen, am Rande der stacheltragenden Papille das Endkölbchen sichtbar ist, dessen Scheibchen schwach eingedrückt erscheint (Fig. 52 *ek*). Das Endkölbchen sitzt dem Mantelgewebe direkt auf, wesshalb der helle Plasmafaden hier in Wegfall kommt und das Endkölbchen selbst nur sehr schwer sichtbar wird. Oberhalb der Papille verjüngt sich die Basalplatte und geht in das Stachelhäutchen über. Bei jüngeren Stacheln färbt sich die Basalplatte stark mit Karmin, an älteren hingegen nur wenig. An die proximale Seite der Basalplatte schließt sich eine aufrechte, stark gelblich glänzende Leiste an, so dass von beiden ein rechter Winkel gebildet wird (Fig. 52 *lp*). Diese Leiste ist an ihrem äußeren Rande homogen, an der Innenseite der Stachelhöhle jedoch erscheint sie in sehr viele feine Fasern aufgelöst. Sie bleibt von Karmin gänzlich ungefärbt. Zwischen den beiden Chitingebilden, der Basalplatte und der Leiste, war stets eine deutliche Trennungslinie bemerkbar. Die der Basalplatte und der Leiste entsprechenden Stacheltheile hat auch VAN BEMMELEN wahrgenommen. Die Leisten nannte er »Stafjes« und glaubte, dass sie Hohlräume der Cuticula auskleiden, in welchen die Papillen aufragen. Die Basalplatten hielt er einfach für die unterste, sich mit Karmin noch färbende Schicht der Cuticula. — Der Raum des kalkigen Stacheltheiles ist stets mit einer beträchtlichen Menge organischer Substanz erfüllt, welche sich mit Karmin nur sehr wenig färbt und dadurch der Cuticula oft sehr ähnlich sieht, so dass es leicht begreiflich ist, wenn VAN BEMMELEN sie von der Cuticula nicht unterschieden hat. Diese Substanz unterscheidet sich aber dadurch von der strukturlosen Cuticula, dass sie eine aufstrebende feine Faserung erkennen lässt.

Auf Längsschnitten durch den Mantelrand, und zwar an jenen Stellen, wo die Schuppenstacheln parallel zu ihrer Basis durchschnitten waren, offenbarten die Chitinstücke, welche auf Querschnitten als aufrechte Leisten erscheinen, eine ganz andere Form. Sie erschienen



alsdann an der proximalen Seite des rautenförmigen Stachelumrisses in Gestalt eines hellglänzenden Bogens, deren äußerer, scharf kontourirter Saum gegen beide Enden zu mit Zähnchen besetzt war, welche ein Ausdruck der Skulptur des Stachels sind, während ihr konkaver Innenrand wieder in jener eigenthümlichen Weise zerfasert zu sein schien (Fig. 53 *lp*). Durch die Kombination des Quer- und Längsschnittbildes der Schuppenstacheln ergibt sich, dass der aufrecht gestellte chitinige Theil in Wirklichkeit eine schwach winkelig gebogene Platte darstellt, welche den kalkigen Stacheltheil an der proximalen Seite bekleidet. Wir wollen sie als Seitenplatte bezeichnen. Aus Fig. 53 ist auch die regelmäßige Anordnung der Schuppenstacheln sehr gut ersichtlich. Ferner zeigt sie, dass zu jedem Stachel drei Papillen gehören. Die an den umgebogenen Enden der Seitenplatte befindlichen zwei Papillen (Fig. 53 *ep*) stehen zum entwickelten Stachel in keiner näheren Beziehung und scheinen lediglich Cuticula abzusondern; die mittlere hingegen (*sp*), welche dem Winkel der Seitenplatte gerade gegenüber liegt, trägt den Stachel und enthält das Endkölbchen, dessen Scheibchen an einer Stelle innerhalb der Papille als kleiner Kreis erschien (Fig. 53 *ek*). Alle Papillen liegen in der Cuticula, welche die zwischen den einzelnen Stacheln frei gelassenen kleinen Lückenräume ausfüllt. Sie ist demnach auf der Rückenseite des Mantelrandes von *Ch. siculus* nur in verhältnismäßig geringer Menge vorhanden (Fig. 53 *c*).

Von der Entwicklung der Schuppenstacheln von *Ch. siculus* haben wir noch die späteren Stadien nachzutragen. Während ich die frühesten Stadien immer nahe dem Mantelsaume vorgefunden habe (Fig. 54 *js*), beobachtete ich die mittleren Stadien auf halber Höhe des Mantelrandes, von denen zwei auf Fig. 55 im Querschnitte dargestellt sind. Bei dem jüngeren Stachel (*e*<sub>1</sub>) ist die aus hohen, sich stark mit Karmin färbenden Zellen bestehende Papille in Gestalt zweier Wülste aus einander gedrängt (*w, w*), und zwischen beiden liegt das Plattenepithel, wie es auch unterhalb der fertigen Stacheln zu finden ist. Bei *p* ist es zu einer kleinen Papille erhöht. Auf der geschrumpften organischen Substanz (*i*), welche nur einen Theil des Stachelraumes ausfüllt, liegt das zarte Stachelhäutchen. Von der chitinigen Basalplatte und der Seitenplatte ist hier noch keine Andeutung vorhanden. Im anderen älteren Stadium (Fig. 55 *e*<sub>2</sub>) sind die Papillenwülste (*w' w'*) noch weiter von einander entfernt und das Plattenepithel zwischen ihnen hat noch mehr an Ausdehnung gewonnen. Die reichlich vorhandene organische Substanz (*i*) zeigte im Inneren eine Faserung und an der Oberfläche eine Verdichtung, wie sie ähnlich auch in ausgebildeten Stacheln zu beobachten ist. Die Seitenplatte ist in Bildung begriffen und ruht dem

proximalen Epithelwulst ( $w'$ ) auf, von welchem sie zweifelsohne abgesondert wird. Die Basalplatte wird auch in diesem Stadium noch nicht angelegt; sie wird jedenfalls, entsprechend dem Chitinbecher, erst dann zur Entwicklung gelangen, wenn der dem Schafte entsprechende kalkige Theil seine volle Größe erreicht hat. Der distale Wulst ( $w'$ ) liefert vielleicht die stacheltragende Papille, vom proximalen scheinen nach Vollendung der Seitenplatte nur an deren Enden Reste in Form der beiden stachellosen Papillen erhalten zu bleiben (Fig. 53 *ep*).

Die Bauchstacheln von *Ch. siculus* sind vollkommen gleich gebaut mit denen von *Ch. laevis*, so dass sie zusammen behandelt werden können. Wie bereits erwähnt wurde, besitzen sie die extremste Lagerung der Bauchstacheln, indem sie mit ihrer Längsseite dem Epithel angedrückt sind und ihre Spitze nach dem Mantelsaume zeigt. Sie sind in parallelen Reihen angeordnet, welche senkrecht auf den Mantelsaum gestellt sind, so dass sie auf Querschnitten durch die mittlere Körperregion des Thieres längs getroffen erscheinen (Fig. 64), in der vordersten und hintersten Region hingegen quer (Fig. 63). Wenn man eine Partie Bauchstacheln sammt der Cuticula abhebt, so dass sie noch in ihrer natürlichen Lagerung sich befinden, so zeigen sie von der Fläche betrachtet das Bild eines Ziegelmauerwerkes (Fig. 56). Die Stacheln einer Reihe stoßen mit ihren Schmalseiten, welche als Basis und Spitze zu deuten sind, hart an einander. Die Länge der Stacheln übertrifft die Breite etwa um das Fünffache. Der ungefärbte Schaft wird von dem stark entwickelten Stachelhäutchen umrahmt, welches an beiden Schmalseiten bedeutend verdickt ist (Fig. 56 *sh*). Bei mittlerer Einstellung bemerkt man eine deutliche Struktur des Schaftes, welche Ähnlichkeit mit jener an den riesigen Saumstacheln von *Chitonellus* hat. Zwischen größere dunklere Schichten, welche eine feine Längsfaserung erkennen lassen, sind schmale, sehr hell erscheinende Schichten eingeschaltet, welche dunkler umsäumt sind (Fig. 56).

Die Beziehung der Bauchstacheln zum Epithel kann man am besten aus Querschnitten der mittleren Körperregion entnehmen. An jener Schmalseite, welche proximal gelegen, also der Kiemenhöhle genähert ist, macht sich am verdickten Stachelhäutchen ein kleiner, fast horizontal gestellter Zapfen bemerkbar, vor dem das winzige Endkölbchen der stacheltragenden Papille liegt (Fig. 62 *z, ek*). Diese Schmalseite des verdickten Stachelhäutchens ist demnach als Chitinbecher zu betrachten. Die schräg aufsteigenden Papillen sind durch ihr helles Plasma ausgezeichnet, welches in Karmin nur sehr schwach sich färbt. Sie enthalten schmale Stützzellen in geringer Anzahl, denen längliche Kerne angehören, und runde Zellkerne, umgeben von

granulirtem Plasma, welche eigentlich drüsenähnlichen Zellen angehören, die jedoch in ihren Umrisen nur bei *Ch. laevis* an einigen Stellen vollkommen erhalten geblieben waren (Fig. 64 *dz*). An vielen Stellen sah ich zwei Stachelreihen über einander gelagert (Fig. 61), von denen dann die untere, direkt dem Epithel aufliegende, die jüngere, die davon entferntere die ältere Reihe war, deren Stachelhäutchen oftmals auch schon stark abgenutzt erschienen (Fig. 60 *vs*). Auf Querschnitten durch den vordersten und hintersten Mantelrand, wo die Bauchstacheln quer getroffen sind, zeigen sie eine ovale bis vierkantige Form (Fig. 63). In der wenig mächtigen Cuticula liegen sie je nach ihrem Alter höher oder tiefer. Das Stachelhäutchen derjenigen, welche am weitesten abgehoben sind, ist immer so weit abgenutzt als die sie umgebende Cuticula. Auch hier sind häufig zwei über einander liegende Stacheln sichtbar, welche zwei über einander gelagerten Reihen angehören.

Die jungen Bauchstacheln werden in Papillen erzeugt als kleine, eirunde Bläschen, an welche die Bildungszelle in schiefer Richtung sich ansetzt (Fig. 64 *bz*). Umgeben ist letztere wieder von den gestreckten, mit Karmin intensiv gefärbten Cylinderzellen. Ältere stacheltragende Papillen umschließen hier niemals junge Bauchstacheln, sondern die Papillen, in denen diese zur Anlage kommen, sind durchgehends Neubildungen. Es ist auch zu erwähnen, dass die Bauchstacheln ein und derselben Reihe nicht etwa in beliebiger Reihenfolge durch neue ersetzt werden; sondern jede Reihe bildet gleichsam ein organisches Ganze und wird successive vom Mantelsaume aus, wo die ältesten Stacheln einer Reihe stehen, gegen die Kiemenhöhle zu durch eine neue ersetzt. Jede frische Stachelreihe nimmt stets vom Mantelrande ihren Ausgang und schiebt sich unter eine ältere, schon etwas abgehobene Stachelreihe gegen die Kiemenhöhle zu darunter. Der jeweilig jüngste Stachel einer neu angelegten Reihe berührt schon sehr frühzeitig mit seiner Spitze den Becher des nächst vorangehenden Stachels derselben Reihe (Fig. 64 *js*). Während er nun an Größe stetig zunimmt, stützt er sich gleichsam am benachbarten Stachel und schiebt seine ins Mantelgewebe etwas eingesenkte Papille vor sich her, bis er seine definitive Größe erreicht hat. Alsdann differenzieren sich die Inhaltzellen der Papille zum Theil und ihr Plasma hellt sich auf. Ein Theil der vom Karmin dunkel gefärbten Zellen jedoch bleibt erhalten und formirt eine neue Papille, in welcher der nächste junge Stachel angelegt wird (Fig. 64 *js*). Das Stachelhäutchen junger Stacheln färbt sich stark mit Karmin, bei älteren hingegen nur schwach oder fast gar nicht.



Die Saumstacheln. Unter den Saumstacheln von *Ch. siculus* sind drei Formen zu unterscheiden. Wenn man vom unentkalkten Thiere ein Stückchen Mantelsaum abschneidet und unter dem Mikroskope betrachtet, so fallen zunächst durch ihre große Zahl horizontal abstehende Saumstacheln auf. Sie stehen an der Spitze der einzelnen Bauchstachelreihen und bilden deren Abschluss nach außen hin. Dem Wesen nach sind sie nur als modificirte Bauchstacheln anzusprechen. Ihr Schaft ist ungefähr so lang wie der der Bauchstacheln und seitlich etwas zusammengedrückt, so dass er vom Rücken aus gesehen beträchtlich schmaler erscheint als in der Seitenansicht (Fig. 57). Er besitzt eine zarte oberflächliche Skulptur. Auf der Rückenseite sind vier Paare schwach gelblich glänzender, nur wenig erhabener Linien sichtbar, welche von der Mittellinie des Schaftes aus nach der Spitze zu divergiren; an der Spitze schiebt sich zwischen das vorderste Paar noch eine unpaare Linie ein (Fig. 57 A). Die Seitenansicht zeigt acht dergleichen Linien, welche in schräger Richtung von der Rückenseite nach der Spitze und Bauchseite des Schaftes zu verlaufen (Fig. 57 B). Außerdem besitzt der Schaft häufig noch eine schiefe Querringelung. In der Seitenansicht hebt sich am Stachel der Chitinbecher als ein gelber, glänzender Saum ab, welcher an der Bauchseite plötzlich mächtig beginnt, nach dem Rücken zu sich aber allmählich verschmälert und ins zarte Stachelhäutchen übergeht (Fig. 57 b). Da der Schaft dieser Saumstacheln ungefärbt und nicht allzu dick ist, so lässt er eine Struktur wahrnehmen. Bei mittlerer Einstellung grenzt sich ein heller centraler Theil von einem dunkleren Rande ab, welcher die feine Längsfaserung deutlicher erkennen lässt als der centrale Theil; an der Basis des Schaftes divergirt die Faserung etwas (Fig. 58). Bei *Ch. siculus* ist die Papille dieser Saumstacheln ganz ähnlich derjenigen der Bauchstacheln. Ein eigentlicher Zapfen ist am Chitinbecher nicht ausgebildet, sondern nur eine gelenkgrubenartige Vertiefung, vor welcher das vom hellen Plasmafaden getragene Endkölbchen sichtbar ist (Fig. 60 I, b). Ein Ring ist eben so wenig vorhanden wie bei den Bauchstacheln. Die Entwicklung dieser Stacheln bietet nichts Bemerkenswerthes dar. Die zwei übrigen Formen der Saumstacheln stehen etwas dorsal von der ersteren und sind stets mehr oder minder emporgerichtet. Die längeren davon sind sehr schwächlich und sind bei starker Lupenvergrößerung als feine Härchen am Mantelsaume wahrnehmbar (Fig. 4 ss). Unter dem Mikroskop betrachtet machen sie dadurch einen ganz merkwürdigen Eindruck, dass es hier nicht der Schaft, sondern vielmehr der Chitinbecher ist, welcher die Länge des Stachels bedingt, während der Schaft nur als Knöschen an der Spitze des langen, gertenförmigen Bechers sichtbar ist (Fig. 59 s).

Da also diese Stacheln nur zum geringen Theile aus Kalk bestehen und der Hauptsache nach chitinig sind, so darf es nicht Wunder nehmen, wenn sie Säuren widerstehen, eine Erscheinung, welche schon MIDDENDORFF an manchen Stacheln gewisser Chitonen wahrgenommen hat. Auch nach dem Entkalken ragen daher diese Stacheln weit aus der Cuticula empor. Ihr Chitinbecher ist niemals vollkommen gerade, sondern immer etwas geschlängelt und scheint der Länge nach von einem sehr feinen Centralkanal durchbohrt zu sein (Fig. 59 *b*). Der Ring fehlt nie, ist kurz röhrenförmig, dünnwandig, und wird von etwa fünf bis sieben Theilstücken gebildet (Fig. 60 *r*). Er umschließt als eiförmige Kapsel den Zapfen des Bechers, das Endkölbchen und den oberen Theil des Plasmafadens. Die Scheibchen des Endkölbchens und des Zapfens, welche einander gegenüber gestellt sind, sind flach (Fig. 59, 60). Unmittelbar um das Endkölbchen legt sich noch eine engere, kleine Kapsel herum, die wahrscheinlich auch chitineriger Natur ist (Fig. 60 *ca*). Bei älteren langen Saumstacheln ragt häufig der Ring schon zum Theil aus der Cuticula heraus, ohne dass jedoch der Stachel ausgefallen wäre. Es muss demnach auch in der Höhlung des Ringes Cuticula vorhanden sein, welche das untere Ende des Chitinbeckers umgiebt und so den Stachel am Ausfallen verhindert. Die Papillen dieser Saumstacheln haben die typische Form verloren; sie enthalten nur mehr längliche Zellkerne, welche in mehreren Lagen über einander liegen, und das zu ihnen gehörige Plasma zeigt eine Längsfaserung. Die Papillen sind ungemein tief ins Mantelgewebe eingesenkt, so dass eine größere Höhlung entsteht, in welcher die hohen Zellen der Papille sich eng an einander schließen und einen Gewebestrang bilden, welcher den Plasmafaden umhüllt (Fig. 60 *sp*). Sehr frühe Entwicklungsstadien dieser Stacheln habe ich in meinen Präparaten nicht auffinden können, da diese Saumstacheln überhaupt verhältnismäßig selten sind, indem einer auf fünf bis sechs horizontal abstehende kommt. Bei solchen Stacheln, deren Becher noch im Wachsthum begriffen und deren Endkölbchen also noch nicht ausgebildet war, war die Papille noch nicht so lang ausgezogen und ihre Zellen waren nur einschichtig angeordnet.

Die dritte und kleinste Form der Saumstacheln steht zur zweiten in naher Beziehung. Auswärts vor jedem langbecherigen Saumstachel ist nämlich ein Paar sehr kleiner, kurzbecheriger sichtbar (Fig. 59); doch kommen sie häufig auch selbständig und vereinzelt zwischen den langbecherigen vor. Ihrer Gestalt nach sind sie keulenförmig, indem ihr Schaft nahe an seinem oberen Ende die dickste Stelle aufzuweisen hat. Der durchsichtige Schaft ließ in seinem Inneren als Struktur eine feine Längsstreifung erkennen. Der Chitinbecher ist dünn und ver-

hältnismäßig lang zu nennen, erreicht aber den kurzen Schaft noch nicht ganz an Größe. Der Ring ist etwa so groß wie derjenige der langbecherigen Saumstacheln und eben so dünnwandig (Fig. 60 II b). Zwischen den Wandungen desselben und dem hellen Plasmafaden waren häufig zahlreiche feine plasmatische Fädchen ausgespannt. Die Papillen der kurzbecherigen Saumstacheln sind denen der langbecherigen ähnlich gestaltet und gleichfalls tief ins Mantelgewebe eingesenkt (Fig. 60 sp). Auch von diesen Stacheln habe ich die ersten Entwicklungsstadien nicht auffinden können.

### Die Stacheln von *Chiton laevis*.

Die Rückenstacheln sind, wie erwähnt, schuppenförmig. Im unentkalkten Zustande habe ich sie bei dieser Species eben so wenig wie die übrigen Stachelformen zu untersuchen Gelegenheit gehabt, dennoch konnte ich aus einzelnen Stellen der Präparate mit genügender Sicherheit feststellen, dass auch ihnen eine Oberflächenskulptur eigen ist, entsprechend jener der Schuppenstacheln von *Ch. siculus*, aber bei Weitem zarter. Fig. 64 stellt drei fertige Schuppenstacheln des rechten Mantelrandes von einem Querschnitte dar. Es ist die Cuticula in reichlicherer Menge zwischen ihnen vorhanden als bei dem verwandten *Ch. siculus*. Nur der mittlere der drei abgebildeten Stacheln ist central getroffen, so dass der Schnitt auch durch die stacheltragende Papille geht; die zwei anderen sind seitlich angeschnitten. Am Grunde der Stachelhöhlung ist die chitinige, stark glänzende Basalplatte sichtbar (bp). Ungefähr in der Mitte derselben befindet sich der kleine Zapfen mit seiner konkaven Gelenkfläche. Distal vom Zapfen ist die Mächtigkeit der Basalplatte eine geringere als proximal davon. Von den Enden derselben aus geht das Stachelhäutchen (sh), welches die Stachelhöhlung auskleidet. Die Seitenplatte, welche für die Schuppenstacheln von *Ch. siculus* so charakteristisch ist, kommt hier gänzlich in Wegfall. Die organische Substanz der entkalkten Stacheln war zu einer Masse zusammengeschrumpft, welche in einem schmalen Zuge von der Spitze bis auf die Basalplatte herabreichte, wo sie sich in zwei Äste gabelte (Fig. 64 i). Auf der Mitte des vordersten und hintersten Mantelrandes werden die Schuppenstacheln auf Querschnitten so getroffen, dass der Schnitt parallel zur längeren Diagonale der rautenförmigen Basalplatte hindurchgeht. Bei einem central getroffenen Stachel aus dieser Region besitzt alsdann die chitinige Basalplatte eine bedeutende Spannweite. Die Mitte derselben ist am dicksten und trägt den Zapfen (Fig. 65 z), welcher das Endkölbchen überwölbt. Die organische Substanz war



hier in der Stachelhöhlung in Form dreier zusammenhängender Bogenstücke erhalten.

Die stacheltragende Papille (*sp*) der Schuppenstacheln war hier stets durch ihr helles, durch Karmin nur ganz schwach tingirtes Plasma ausgezeichnet. Diese Papillen enthalten gleich den entsprechenden von *Ch. siculus* stets zweierlei Zellkerne. Die länglichen gehören fadenförmigen Stützzellen an, die rundlichen, welche weit zahlreicher sind, gehören drüsenähnlichen Zellen an, deren Inhalt jedoch wahrscheinlich durch die Konservirung zerstört war. Auch niedrige stachellose Papillen (*ep*) sind zwischen den einzelnen Schuppenstacheln vorhanden, deren Plasma sich stärker mit Karmin färbt und welche den stachellosen der Rückenseite des Mantelrandes von *Ch. siculus* entsprechen.

Die Entwicklung der Schuppenstacheln von *Ch. laevis* (Fig. 66 u. 67) erfolgt in der früher angegebenen typischen Weise ohne besondere Bildungszelle und ist im Vergleiche zu jener von *Ch. siculus* dadurch vereinfacht, dass die Seitenplatte vollständig fehlt. Die Basalplatte gelangt auch hier erst dann zur Ausbildung, wenn der dem Schafte der Cylinderstacheln entsprechende kalkige Theil völlig ausgewachsen erscheint.

Eben so wie bei *Ch. siculus* sind auch bei *Ch. laevis* drei verschiedene Formen von Saumstacheln zu unterscheiden. Die horizontal gestellten stehen wieder an der Spitze der Bauchstachelreihen. Ihr Schaft ist nicht allzu lang, aber stark entwickelt, wie ich gelegentlich aus den Höhlungen erkennen konnte, die sie nach dem Entkalken in der Cuticula zurückgelassen hatten (Fig. 68 *I*). Der Chitinbecher ist mäßig entwickelt und läuft in einen ziemlich langen, konisch zugespitzten Zapfen aus, vor dem das winzige Endkölbchen gelegen ist. In jüngeren Stacheln war die organische Substanz zu unregelmäßigen Stücken zusammengeballt und färbte sich eben so wie der Chitinbecher stark mit Karmin (Fig. 68 *i*). Die Entwicklung verläuft in der für Cylinderstacheln typischen Weise (Fig. 68 *bz*).

Unstreitig den complicirtesten Bau besitzen die langbecherigen, emporgerichteten Saumstacheln von *Ch. laevis*. Der Becher ist von einem Centralkanal durchsetzt, welcher am Zapfen durch ein ebenes Scheibchen verschlossen wird, übrigens aber weit kürzer und stärker ist als ein gleichwerthiger Becher von *Ch. siculus* (Fig. 69 *b*). Für die Größe des Schaftes habe ich in den Präparaten keine Anhaltspunkte mehr gefunden, doch wird man nicht fehl gehen, wenn man annimmt, dass er bedeutend größer ist als der entsprechende bei *Ch. siculus*, da die Becherhöhlung schon bedeutend weiter ist als dort. Der Ring ist sehr mächtig angelegt, lang röhrenförmig und dickwandig. Am unteren

Ende sah seine Wandung auf den Schnitten oft wie zerspalten aus, was wohl ein Ausdruck seiner Zusammensetzung aus einzelnen Theilen war (Fig. 69 *r*). Das nur wenig konkav eingedrückte Scheibchen des Endkölbchens ist eine ziemliche Strecke unterhalb des Zapfens in der Lichtung einer glänzenden Kapsel (*ca*) wahrnehmbar, welche im optischen Durchschnitte zangenartig erscheint. Diese fasst ein unter dem Zapfen gelegenes Scheibchen zwischen sich, gegen die Papille zu schmiegt sie sich innig an den Plasmafaden an. Dem dunklen, centralen Theile des Endkölbchens anderer Stacheln entspricht hier wohl das dunkel erscheinende, schüsselförmig vertiefte Plättchen unterhalb des Endkölbchens, welches an der weitesten Stelle der Kapsel zwischen deren Wandungen eingeklemmt ist. An seine Mitte tritt der Plasmafaden heran, welcher es anscheinend durchbohrt und zum Endkölbchen vordringt (Fig. 69 *f*). Diesem complicirten Apparate in der Höhlung des Ringes entspricht bei *Ch. siculus* nur jene einfache kleine Kapsel, welche das Endkölbchen der langbecherigen Saumstacheln umschließt. Bei dieser Form der Saumstacheln von *Ch. laevis* ragt der Chitinring auch oft zum Theil aus der Cuticula heraus. Die zugehörige Papille gleicht in ihrem Baue ganz der entsprechenden von *Ch. siculus*. Auch bei diesen Stacheln, welche im Großen und Ganzen nicht allzu häufig sind, habe ich sehr frühe Bildungsstadien nicht auffinden können. Ein älteres Entwicklungsstadium ist in Fig. 70 gezeichnet. Der durchbohrte Becher (*b*) hat seine Vollendung erreicht, der Ring (*r*) und das Endkölbchen werden soeben angelegt; der Kern der Bildungszelle war noch sichtbar. Auf welche Weise der das Endkölbchen umschließende complicirte Apparat zu Stande kommt, hatte ich nicht Gelegenheit zu beobachten.

Auch bei *Ch. laevis* scheint die kleine, kurzbecherige dritte Form der Saumstacheln zur langbecherigen ähnlich wie bei *Ch. siculus* in einer innigen Beziehung zu stehen. Der Chitinbecher ist nur schwach entwickelt und der Zapfen gut abgesetzt (Fig. 69 und 70). Wie ich aus den vom entkalkten Schafte herrührenden Höhlungen in der Cuticula entnehmen konnte, besitzt er nur eine geringe Größe (Fig. 69 *II*). Ein Ring ist hier eben so wenig vorhanden wie bei der ersten, horizontal abstehenden Form der Saumstacheln.

Sehr häufig kann man beobachten, dass am Mantelsaume mit einem lang ausgezogenen, vielzelligen epithelialen Gewebestränge sogar vier Chitinbecher in Verbindung stehen, von denen alsdann der größte einem horizontalen, die zwei kleinsten aber kurzbecherigen Saumstacheln angehören, während der vierte sofort als einem Bauchstachel zugehörig erkannt wird (Fig. 70 *sp*). Merkwürdig ist, dass die zu den einzelnen Bechern hinführenden Plasmafäden nach ihrem Austritte aus

dem Gewebestränge in je ein ellipsoidisches Bläschen (o) eintreten, welches sie seiner Längsachse nach durchziehen. Im Inneren dieser Bläschen war ein zartes Plasmanetz ausgespannt, in welchem oftmals ein bis zwei ovale Zellkerne aufgehängt waren. Das Endkölbchen lag stets noch innerhalb der rings von Cuticula umgebenen Bläschen (Fig. 70 *ek*). Den Gewebestrang, welcher die Plasmafäden mehrerer Stacheln umschließt, halte ich für eine Verschmelzung mehrerer Papillen und die Bläschen für Reste der ehemals von einander getrennten Papillen, welche analog den gestielten Bläschen von Ch. Polii und Acanthochiton abgeschnürt und zugleich mit dem Endkölbchen allmählich in die oberen Schichten der Cuticula emporgehoben worden sind.

### Beziehungen zwischen den Schalen und Stacheln.

Bei den Chitoniden kommen zwei Arten von Cuticularbildungen vor, von denen die einen durch ihren großen Gehalt an Kalksalzen ausgezeichnet sind und nur wenig organische Substanz enthalten, während die anderen der Hauptsache nach aus organischer Substanz bestehen, die nur wenig mit Kalksalzen imprägnirt ist. Die erstere Art der Cuticularbildungen umfasst die untere Schicht der Schalen, das sogenannte Articulamentum, und die verschiedenen Stachelformen; sie charakterisiren sich dadurch, dass sie aus zarten Kalksäulchen schichtenweise aufgebaut sind, nach deren Auflösung durch Säuren nur eine geringe Menge organischer Substanz zurückbleibt, welche ursprünglich gleichmäßig zwischen den einzelnen Kalksäulchen ausgebreitet sein mag. Die Zusammensetzung des kalkigen Stacheltheiles (des Schaftes) aus Säulchen tritt namentlich dann sehr deutlich hervor, wenn eine verdünnte Säure einige Zeit auf ihn eingewirkt hat. Die chitinigen Theile, der Becher und Ring, welche wesentliche Bestandtheile der völlig entwickelten Stacheln ausmachen, fehlen noch allen jenen Entwicklungsstadien der Cylinderstacheln sowohl wie der Schuppenstacheln, deren kalkiger Theil (Schaft) noch im Wachsthum begriffen ist. Entsprechende Chitingebilde fehlen jedoch auch den Schalen, denen stets ein ununterbrochenes Wachsthum eigen ist. Ferner haben die jungen schuppenförmigen Stacheln mit den Schalen das gemeinsame, dass ihnen keine eigens gestaltete Bildungszelle zukommt und sie einem platten Epithel aufruhend, welches die Einsenkung des Mantelgewebes auskleidet, in der sie gelegen sind. Es besteht demnach eine große Analogie zwischen den Schalen und den noch unvollendeten Schuppenstacheln, welche wohl auf eine Verwandtschaft beider hindeutet.

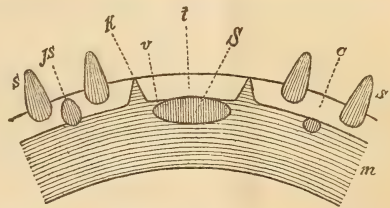
Als Cuticularbildungen der zweiten Art sind die oberste Schalenschicht (das Tegmentum) und die den Mantelrand bedeckende Cuticula



κατ' ἐξοχήν zu bezeichnen. In Bezug auf innere Beschaffenheit stimmen sie mit einander überein. Sie bestehen vorzugsweise aus einer organischen, chitinösen Substanz, welche starr und durchsichtig ist und nur sehr wenig Kalksalze enthält, was der Grund dafür ist, dass sie bei der Behandlung mit Säuren nur im geringen Maße zusammenschrumpft. Von VAN BEMMELEN und MOSELEY sind desshalb beide mit Recht als gleichwerthige Bildungen hingestellt worden, nur beging der Erstere den Fehler, dass er die Schuppenstacheln bei *Chiton siculus* von der sie umgebenden Cuticula nicht aus einander hielt. In Anbetracht dessen, dass kein principieller Unterschied zwischen Cuticula und Tegmentum besteht und letzteres eigentlich nichts Anderes ist als dem Articulamentum direkt aufgelagerte Cuticula, kann man sagen, dass der gesammte Mantel der Chitonen von einem Cuticulapanzer bedeckt ist, in welchem außer im Bereiche der Schale noch kalkreiche Cuticulargebilde, die Stacheln, stecken.

Die Schalen der Chitonen setzen sich also aus zwei ganz verschiedenartigen Theilen zusammen. Durch die Untersuchungen von GRAY, insbesondere aber von MARSHALL und VAN BEMMELEN ist nun dargethan worden, dass das Articulamentum allein den Schalen der Gastropoden, welche den Chitonen nahe stehen, homolog sei und demnach die eigentliche Schale repräsentire, während das Tegmentum eine Besonderheit der Chitonschale darstellt. Da die Cuticula in einer so mächtigen Schicht den ganzen Mantel der Chitonen bedeckt und die eigentliche Schale derselben, das Articulamentum, niemals aus dem Mantelgewebe frei hervorragt, ohne einen Cuticulaüberzug zu erhalten, so deutet dies unzweifelhaft darauf hin, dass die Cuticula die ursprüngliche, phyletisch ältere schützende Körperhülle darstellt. Die Stammformen der Chitoniden mögen daher Mollusken gewesen sein, welche gar keine Schalen besaßen und deren schützende Körperbedeckung (wie bei *Chaetoderma*, *Neomenia* und *Proneomenia*) lediglich von der starren Cuticula gebildet wurde, aus welcher zahlreiche Stacheln hervorstanden. Von diesen schalenlosen, in einen Stachelpanzer gehüllten Mollusken haben sich Formen abgezweigt, bei denen kleine Schalenstücke im Rückentheile des Mantels zur Entwicklung gelangten, welche jedoch nicht an einander stießen, sondern durch größere Partien stachelführender Cuticula von einander getrennt waren, ein Verhalten, welches namentlich zwischen den hinteren Schalen von *Chitonellus* noch jetzt beobachtet werden kann. Erst in weiterer Linie haben sich davon endlich die echten Chitonen abgegliedert, deren einzelne Schalen unmittelbar an einander stoßen, so dass zwischen ihnen für die stacheltragende Cuticula kein Raum mehr bleibt. Die große Ähnlichkeit nun,

welche zwischen den eigentlichen Schalen (dem Articulamentum) und gewissen, noch unvollständig ausgebildeten Stacheln der Chitonen herrscht, legt die Vermuthung nahe, dass die Schalen ihrer Entstehung nach von Stacheln abzuleiten sind, wie dies auch GEGENBAUR bereits in seinem »Grundrisse der vergleichenden Anatomie, 1878« angenommen hat. Es werden sonach von den stacheltragenden, aber schalenlosen Chitoniden solche ihren Ursprung abgeleitet haben, bei denen auf der Mittellinie des Rückens eine gewisse Zahl größerer Stacheln zur Anlage kam, welche durch den Mangel einer besonderen Bildungszelle ausgezeichnet waren und nicht wie die anderen Stacheln in die Höhe wuchsen, sondern mehr flächenhaft in einer Einsenkung des Mantelgewebes sich ausbreiteten. Und es ist leicht einzusehen, dass bei einem unbegrenzten Wachstum aus solchen Stacheln Gebilde hervorgehen mussten, welche dem Articulamentum gleichkommen. Weiterhin sind zwei Wege denkbar, auf welchen diese jungen Schalen einen Cuticulatüberzug erhielten, der als Tegmentum einen integrirenden Bestandtheil der meisten Chitonschalen bildet. Die erste Möglichkeit ist die, dass die flachen jungen Schalen schon sehr frühzeitig mit einem Theile ihrer Oberseite mit der darüber liegenden Cuticula in Verbindung traten, welche dadurch zum Tegmentum wurde (vgl. beistehende Figur, S, t). Der Rand der jungen Schale blieb von Mantelgewebe bedeckt, welches der Lage nach unserem gesimsartigen Mantelvorsprunge zu vergleichen ist (v). Sehr bald mag in dessen Nähe auch jene Falte des Mantelgewebes sich aufgestaucht haben, die wir als Mantelkante (k) unterschieden haben. Sie entspricht vielleicht den hoch aufgeworfenen, weit aus einander gedrängten Theilen der Papille, wie sie beispielsweise bei der



Schematische Darstellung der Tegmentalbildung.  
t, Tegmentum; c, Cuticula; S, Schale; m, Mantelgewebe; v, gesimsartiger Vorsprung; k, Mantelkante; s, Stachel; js, junger Stachel.

Entwicklung der Schuppenstacheln von *Ch. siculus* beobachtet werden können. Wenn nun die oberflächlich gelagerte junge Schale in Folge ihres Flächenwachstums das Mantelgewebe immer weiter aus einander schiebt, kommt sie mit immer neuen Theilen der Cuticula in Berührung, es wird also mit dem Articulamentum zugleich auch das Tegmentum stets größer und größer. Diese Art und Weise der ersten Entstehung des Tegmentums könnte man als die primäre bezeichnen. Die Auflagerung des Tegmentums auf das Articulamentum kann jedoch auch auf sekundärem Wege erfolgt sein. Stellt man sich vor, dass die

Einstülpungen, in welchen die jungen Schalen liegen, sich abgeschnürt haben und die Schalen innerhalb des Mantelgewebes heranwachsen, so treten Verhältnisse ein, wie wir sie bei *Cryptochiton Stelleri* antreffen, dessen Schalen aus dem Articulamentum allein sich zusammensetzen. REINCKE (l. c.) ist nun der Ansicht, dass von den tegmentlosen Schalen, wie sie bei *Cryptochiton* vorkommen, die mit einem Tegmentum ausgestatteten Schalen der übrigen Chitonon abzuweisen seien, indem er sagt: »Die Schalen von *Cryptochiton Stelleri* Midd. liegen vollständig im Mantel, die Schalen der Chitonellen oft bis auf minimale Stückchen, und wenn die umschlossenen Theile auch immer nur aus dem Articulamentum bestehen und das Tegmentum und die Epidermis (Periostracum) nur von den am Rande liegenden Epithelien gebildet werden können, wie sollen denn diese beiden letzteren Theile anders entstanden sein, als dass der Mantel ursprünglich geschlossen war und von je einem mittleren Punkte über der jungen Schale aus einander wich, wobei sein Epithel immer neue Stücke des Tegmentums und der Epidermis abschied?« Auch bei dieser Entstehungsweise des Tegmentums durch Spaltung des die Schale völlig überdeckenden Mantelgewebes konnte sich leicht eine Mantelkante bilden, deren Epithel alsdann die Abscheidung der Tegmentalsubstanz übernahm. Nach der zweiten Auffassung würde uns in *Cryptochiton* eine Stammform der Placophoren erhalten geblieben sein, nach der ersteren hingegen ist der Zustand der Schalen bei *Cryptochiton* als ein sekundärer zu betrachten. Bei jenen Chitoniden, deren Tegmentum beträchtlich kleiner ist als das Articulamentum, mag wohl auch ontogenetisch das erstere sekundär mit dem letzteren in Verbindung treten, bei jenen echten Chitonon aber, wo beide Schalenschichten beinahe von gleicher Größe sind, geht vielleicht die Auflagerung des Tegmentums in primärer Weise vor sich, da alsdann beide Schalenschichten von Anfang an ziemlich gleich groß sein werden und bei gleichmäßigem Wachstum auch später an Größe mit einander übereinstimmen müssen.

Wie das Epithel des Mantelrandes überhaupt, so zeigt auch das die Mantelkante überkleidende eine ausgesprochene Tendenz zur Papillenbildung. Die daselbst angelegten Papillen ruhen anfänglich direkt auf dem Gewebe, ihre Zellen differenzieren sich in drüsenähnliche und fadenförmige Zellen, so dass sie in ihrem Baue eine große Ähnlichkeit mit gewissen stacheltragenden Papillen des Mantelrandes gewinnen. Diese im Bereiche des Tegmentums gelegenen Papillen, die Ästheton, werden von der starren Tegmentalsubstanz festgehalten und bleiben mit dem zurückweichenden Mantelgewebe durch eine stielartige Verlängerung ihres Basaltheiles, die Faserstränge, in Verbindung, wodurch



sie eine von den übrigen Epithelpapillen stark abweichende Gestalt erlangen. Schon VAN BEMMELEN, welcher zuerst die Ästheten, seine »Tegmentalpapillen«, mit den stacheltragenden Papillen des Mantelrandes verglich, suchte nach einem Äquivalent für die Chitinkappen der Ästheten und fand dies in den Chitinbechern der Stacheln. Es muss allerdings zugegeben werden, dass namentlich zwischen der Scheitelkappe und den Chitinbechern gewisser Cylinderstacheln (Fig. 40 *sk* und 47 *b*) eine Ähnlichkeit herrscht, welche aber mehr zufälliger Natur ist; denn sie tritt erst hervor, wenn man die normal gestellten Scheitelkappen mit den Chitinbechern in umgewendeter Stellung zum Vergleiche bringt. Die Kappen der Mikrästheten lassen sich jedoch viel richtiger mit einem anderen wichtigen Theile des Stachels homologisiren, nämlich mit dem Endkölbchen, beziehungsweise mit dessen Scheibchen. Besonders in die Augen springend ist die Übereinstimmung der von Chitinkäppchen umhüllten Anschwellung der Mikrästheten mit den Endkölbchen kleinerer Stacheln, deren Scheibchen kaum konkav eingebogen ist (vgl. Fig. 29 *ek* und 9 *mk*). Von Bedeutung ist auch der Umstand, dass häufig an der Ausgangsstelle der hellen Faser von der Papille, welcher das Endkölbchen angehört, ein Zellkern sich vorfindet, wie er ähnlich am Ursprunge der Mikrästheten vom Ästhetenkörper beobachtet wird. Ursprünglich mögen auch die Chitinkappen thatsächlich als Endkölbchen im Tegmentum zu Stacheln in Beziehung gestanden haben, welche aber allmählich in Wegfall gekommen sind, worauf dann die Endkölbchen und ihre Scheibchen eine zweckmäßige Umgestaltung erfahren haben. Eine Abänderung der Mikrästheten stellt die Scheitelkappe dar, die weitgehendste Modifikation derselben jedoch ist in dem lichtbrechenden Apparate der Augen tropischer Chitonen gegeben. Da die stacheltragenden Papillen des Mantelrandes nur je ein, zu einem fertigen Stachel gehöriges Endkölbchen besitzen, so möchte ich in jenen Ästheten, welche wie alle bei jener Chitonellusspecies und eine große Zahl bei *Acanthochiton* nur eine einzelne Chitinkappe tragen, den ursprünglichen Zustand erblicken und die Vermehrung der Mikrästheten, wie sie sonst an den Ästheten regelmäßig in Erscheinung tritt, als einen sekundären, später aufgetretenen Zustand auffassen.

So hätten wir denn morphologisch die Schalen zusammt dem im Tegmentum enthaltenen Gewebe sowie die Chitinkappen auf die entsprechenden Gebilde des Mantelrandes als Grundformen zurückgeführt. Zum Schlusse mag noch darauf hingewiesen werden, dass der in den stacheltragenden Papillen zum Endkölbchen aufsteigende Plasmafaden den hellen Fasern zu vergleichen ist, welche in den Fasersträngen und Ästheten vorhanden sind. Demnach werden auch die Plasmafäden als

Sinneszellen zu deuten sein, und die stacheltragenden Papillen repräsentieren eine Art Tastorgane, denen die Stacheln den Reiz übermitteln, wozu sie durch ihre exponierte Lage besonders geeignet sind. Die Ästheten, welche sich morphologisch von den stacheltragenden Papillen herleiten, haben vielleicht auch die physiologische Funktion derselben beibehalten oder nur in einem gewissen Sinne modificiert.

### III. Das Epithel der Kiemenhöhle, das Geruchsorgan und das Epithel des Fulses.

Das Epithel der Kiemenhöhle von *Ch. siculus*, *Ch. Polii* und *Acanthochiton fascicularis* zeigt einen zweifachen Charakter, stellenweise ist es drüsenarm und stellenweise ist es reich an Drüsenzellen. Das drüsenarme Epithel besteht aus kubischen Zellen, deren Plasma mit Karmin sich gut färbt, und zwischen denen nur sehr spärliche kleine Drüsenzellen eingestreut sind. Die Intercellularlücken, welche für die äußeren ektodermalen Epithelien der Chitonon charakteristisch sind, fehlen auch hier nicht (Fig. 74). Der cuticulare Saum am freien Ende der Zellen war gestrichelt. Dieses niedrige kubische Epithel fand sich bei den erwähnten Arten an der Wandung des Mantelrandes und an der oberen Leibeswand in der Kiemenhöhle vor. Es geht allmählich in die andere Epithelform über, welche etwa doppelt so hoch wird und namentlich die Fuß- und Leibeswand der Kiemenhöhle überkleidet. In diesem Epithel treten Stützzellen und Drüsenzellen in ziemlich gleicher Anzahl auf (Fig. 72). In den ovalen Drüsenzellen nahm ich nur Spuren eines granulierten, von Karmin sehr schwach gefärbten Inhaltes wahr. Ihre Kerne sind meist platt, seltener rund, und liegen am Zellengrunde. Die Stützzellen, welche zwischen den ausgebauchten Drüsenzellen stehen, besitzen eine sanduhrförmige Gestalt. Ihr Plasma ist gekörnelt und färbt sich gut mit Karmin. Die Zellkerne sind länglich, liegen in halber Höhe der Zellen und lassen eine deutliche Kernstruktur erkennen. Auch an diesem Epithel war ein gestrichelter Saum sichtbar. Sowohl am kubischen wie am drüsenreichen Epithel der Kiemenhöhle nahm ich häufig Reste von Flimmerhaaren wahr, insbesondere in gelegentlichen Falten des Epithels, wo die Flimmerhaare durch die Konservierung nicht zerstört, sondern gut erhalten waren. Es scheinen demnach die Wandungen der Kiemenhöhle eben so wie die Kiemen selbst über und über mit einem Flimmerepithel bedeckt zu sein. Das Gewebe unterhalb des drüsenreichen Epithels an der Fuß- und Leibeswand war schwammig maschig.

Außer diesen beiden Epithelformen bemerkte ich in der Kiemenhöhle von *Ch. laevis* an gewissen Stellen ein ungemein hohes Epithel,

welches zuerst B. HALLER beobachtet und ausführlicher beschrieben hat (»Die Organisation der Chitonen der Adria, II« in den »Arbeiten aus dem zool. Inst. Wien«, 1884). Auf Querschnittspräparaten erkannte ich deutlich, dass dieses hohe Epithel aus zweierlei Zellen sich zusammensetzt. Es sind sehr große Drüsenzellen vorhanden mit rundlichen oder abgeplatteten Kernen am Grunde (Fig. 73); der Inhalt dieser Zellen war in meinen Präparaten nicht allzu reichlich, ziemlich grob gekörnt und meist der Zellwandung angelagert. Mit Karmin hatte er sich nur sehr schwach gefärbt. In regelmäßiger Weise wechseln mit den Drüsenzellen sehr dünne, fadenförmige Zellen ab (Fig. 73 *fz*), in deren etwas verbreitertem oberen Ende lange, geschwänzte Zellkerne liegen. Die freien Enden der dünnen Zellen gehen in einen gestrichelten Saum über, welcher sich bogenförmig über die einzelnen Drüsenzellen wölbt und an der Außenseite mit einer feinen Krümelung bedeckt war, welche ich für Reste der im frischen Zustande daselbst vorhandenen Flimmerhaare halten möchte. Die oberen Enden der Fadenzellen färbten sich mit Karmin hell rosa. B. HALLER hat dieses hohe Epithel so aufgefasst, als ob es der Zahl nach hauptsächlich aus Drüsenzellen aufgebaut wäre, zwischen denen nur spärliche indifferente fadenförmige Zellen vorhanden seien. Nach meinen sehr klaren Präparaten zu schließen ist dies jedoch nicht richtig; die Fadenzellen sind vielmehr thatsächlich bei Weitem zahlreicher vertreten als B. HALLER angenommen hat. Denn in den Querschnitten von *Ch. laevis* sah ich stets zwischen je zwei Drüsenzellen den Kern einer Fadenzelle, häufig jedoch deren zwei hinter einander. Wie zahlreich die dünnen, zwischen die Drüsenzellen eingestreuten Fadenzellen eigentlich seien, erkannte ich aus jenen Stellen, wo ein Theil des hohen Epithels ungefähr im oberen Viertel quer getroffen erschien. Die Fadenzellen bildeten in dieser Ansicht ein zusammenhängendes Netzwerk, in dessen Maschen je eine Drüsenzelle stand (Fig. 74). Durch die hohen und breiten Drüsenzellen gewinnen diese Epithelien auf Querschnitten ein krausenähnliches Aussehen. Einen davon abweichenden, fremdartigen Anblick gewähren sie bei *Ch. laevis* nur an vier Stellen, welche eine ganz bestimmte Lage haben, nämlich unterhalb des Kiemeneingeweidenervenstranges vor dem vordersten und in der Gegend des letzten Kiemenpaares. Die Fadenzellen stehen hier sehr dicht beisammen, so dass die Drüsenzellen dazwischen nur sehr wenig Raum gewinnen. Die Kerne der Fadenzellen sind hier auch anders geformt als sonst; sie sind etwas kürzer aber bedeutend stärker, wodurch sie eine keulenförmige Gestalt annehmen. Diese modificirten Fadenzellen sind zu einem runden, in die Kiemenhöhle vorspringenden Wulste oder Höcker angeordnet, an welchem der



gestrichelte Saum besonders stark ausgebildet ist. Zwischen diesem Saume und den keuligen, in einen Bogen gestellten Kernen der Fadenzellen war eine dünne Schicht gelbglänzender Körnchen sichtbar.

Nachdem wir die beiden Formen des hohen Epithels in der Kiemenhöhle bei *Chiton laevis* kennen gelernt haben, wollen wir seine Ausbreitung daselbst noch etwas genauer in Berücksichtigung ziehen. Es zerfällt in zwei gesonderte Züge, welche, wie schon B. HALLER hervorgehoben hat, durch ein niedriges kubisches Epithel von einander getrennt sind. Der eine der beiden Züge oder Krausen hat seinen Sitz an der Leibeswand, wir wollen ihn daher den parietalen Zug oder die parietale Krause nennen, während der andere unterhalb des Kiemeneingeweidenervenstranges gelegen ist; dieser mag als der paraneurale Zug bezeichnet werden. Der parietale Zug nimmt dadurch eine noch mehr exponirte Lage ein, dass er auf einer etwas vorspringenden Gewebsleiste der Leibeswand aufruht (Fig. 20 *lg*), welche ein sehr lockeres Gefüge zeigt. Er beginnt in der Region des vordersten Kiemenpaares und erstreckt sich als ein Streifen von durchwegs gleicher Breite noch ein wenig über die Gegend der letzten Kieme hinaus. Unterhalb der parietalen Krause bemerkte ich an der Fußwandung stets noch ein niedriges Flimmerepithel, welches viele Drüsenzellen enthielt und dem in Fig. 72 dargestellten gleich kam. Dieses niedrige Flimmerepithel reicht auch an der Fußwandung von *Chiton siculus* und *Ch. Polii*, denen eine parietale Krause gänzlich fehlt, sehr weit hinab. Da nun die parietale Krause bei *Ch. laevis* kaum bis zur Hälfte der Fuß- und Leibeswand herabreicht, so widersprechen meine Befunde der Angabe B. HALLER's, dass das hohe Epithel nach unten aufhöre, wo das Flimmerepithel anderer Chitonen seinen Abschluss finde.

Der paraneurale Zug nimmt seinen Anfang schon eine ziemliche Strecke vor dem ersten Kiemenpaare als ein aus hohen, gehäuftten Fadenzellen bestehender Wulst. Von der ersten Kieme an verliert dieser Zug seine Wulstform und nimmt die charakteristische Gestalt einer Krause an (Fig. 20 *ng*, 75 *eg*). An den Kiemen engt sich die Krause stets bedeutend ein und setzt sich eine kurze Strecke weit auf die Innenseite derselben fort (Fig. 75 *eg*); in der Zwischenkiemenregion hingegen wird sie breiter und reicht von der inneren Kiemenarterie bis zur auswärtigen Kiemenvene hinan (Fig. 20 *ng*). In der Gegend der zwei hintersten Kiemenpaare, welche sehr klein sind und an der Mantelwand etwas abwärts gerückt erscheinen, gewinnt der paraneurale Zug seine größte Ausbreitung (Fig. 76). Medianwärts vom Nervenstrange liegt ein isolirter Theil der Krause im obersten Winkel der Kiemenhöhle, lateral davon befindet sich der Hauptzug. Von diesem

ist hier der unmittelbar unter dem Nervensystem gelegene Theil zu einem Wulste umgestaltet, welcher bei der vorletzten Kieme beginnt und noch hinter die letzte Kieme sich fortsetzt. Dort, wo die parietale Krause ihr hinteres Ende erreicht, geht der paraneurale Wulst in eine schmale einfache Krause über, welche nach hinten so weit verfolgt werden kann als der Centralnervenstrang. Hervorzuheben ist noch, dass das hohe, krausenartige Epithel sogar die Kiemenplättchen überkleidet, namentlich gilt dies von den kleinen zwei hintersten Kiemen jederseits (Fig. 76 pg).

Ähnliche Verhältnisse wie bei *Ch. laevis* wiederholen sich auch in der Kiemenhöhle von *Ch. cajetanus*. Auch hier sind je zwei Züge eines enorm hohen Epithels vorhanden, welche ihrer Lage nach mit denjenigen der ersten Species übereinstimmen. Man kann also auch hier eine parietale und eine paraneurale Krause unterscheiden. Die Zellelemente dieser Epithelien sind dieselben wie früher, ihre Höhe beträgt jedoch ungefähr das Doppelte von derjenigen der Epithelkrausen bei *Ch. laevis*. Aber auch in Bezug auf ihre Ausbreitung übertreffen die Epithelkrausen von *Ch. cajetanus* diejenigen von *Ch. laevis*. Während sie bei letzterem nach vorn nur so weit reichen als die Kiemen, nämlich bis etwas über die Körpermitte, sind sie bei *Ch. cajetanus* schon sehr weit vor den Kiemen anzutreffen, welche hier ebenfalls nur auf die hintere Körperhälfte beschränkt sind. Die parietale Krause beginnt an der Fußwand viel weiter unten als bei *Ch. laevis* und erstreckt sich nach aufwärts bis zur paraneuralen Krause hin, in welche sie jedoch nicht unmittelbar übergeht, sondern von ihr ebenfalls durch eine Strecke niedrigen kubischen Epithels getrennt wird. Die außerordentlich hohen Drüsenzellen enthielten runde, grundständige Zellkerne und einen nicht allzu reichlichen, feinkörnigen Inhalt, der sich in Karmin kaum gefärbt hatte. Die sehr dünnen Zellkerne der Fadenzellen waren zum Theil in mittlerer Höhe, zum Theil am freien Ende derselben sichtbar. Der cuticulare Saum war schwach entwickelt und wölbte sich eben so wie bei *Ch. laevis* bogenförmig über die Drüsenzellen; ob er eine Strichelung zeigt, vermag ich nicht anzugeben, da die Präparate etwas zu dick geschnitten waren. Das Gewebe unterhalb der parietalen Krause ist wie dasjenige des Fußes und der Leibeswand bei *Ch. cajetanus* überhaupt außerordentlich locker und die großen, zahlreichen Lücken sind zum Theil mit Blut erfüllt. Zwischen die Zellen der parietalen Krause war in meinen Präparaten geronnenes, von Karmin sehr intensiv gefärbtes Blutserum in reichlichem Maße eingedrungen, so dass die Krause wie mit einer rothen Substanz injicirt erschien.

Der große, vor der Region der Kiemen gelegene Theil der paraneuralen Krause bietet genau denselben Anblick dar wie die parietale Krause und ist eben so wie diese stark mit Blutserum injicirt. Der zweite in das Bereich der Kiemen fallende Abschnitt der paraneuralen Krause zeigt ein ganz anderes Aussehen, indem er gar nicht mehr von Blut injicirt erscheint, wodurch seine Ähnlichkeit mit den Krausen von *Ch. laevis* eine augenfälligere wird. Während die paraneurale Krause bei *Ch. laevis* nur eine geringe Strecke weit an der inneren Kiemenwurzel herabläuft, setzt sie sich bei *Ch. cajetanus* auf die ganze Innenseite der Kiemen fort, so dass hier die epibranchial gelegene Krause die paraneural gelegene an Ausdehnung bedeutend überwiegt. In Folge ihrer enormen Höhe stehen die freien Flächen der parietalen und epibranchialen Krause mit einander vielfach in Berührung und die Kiemen werden gegen die Mantelwand gepresst. Als etwas höchst Sonderbares verdient hervorgehoben zu werden, dass bei *Ch. cajetanus* jederseits ungefähr über der siebenten und achten Kieme in der Leibeswand ein eiförmig gestalteter Hohlraum vorhanden ist, dessen Höhe gleich derjenigen der Kiemenhöhle, und dessen Breite gleich seiner halben Höhe ist. Dieser Hohlraum nun mündet mit einer engen Öffnung zwischen zwei Kiemen in die Kiemenhöhle, und seine Wandung ist von einem sehr hohen, zarten, krausenartigen Epithel bedeckt, welches das Volumen beinahe vollständig ausfüllt, so dass nur ein ganz schmaler centraler Spalt übrig bleibt. Dieses den Hohlraum auskleidende Epithel ist eine direkte Fortsetzung der zarten paraneuralen Krause. Ähnlich wie bei *Ch. laevis* bemerkte ich auch bei *Ch. cajetanus* an den Enden der beiden paraneuralen Krausen vier Epithelwülste, welche allmählich in die Krausen übergehen. Sie kommen durch eine dichtere Anhäufung von Fadenzellen zu Stande, welche aber bedeutend niedriger sind als in den Krausen, auch niedriger als in den Epithelwülsten von *Ch. laevis*. Das Epithel der Mantelwandung war bei *Ch. cajetanus* von den letzten Kiemen an etwas höher und reicher an Drüsenzellen als sonst, doch möchte ich diesem Umstande keine besondere Bedeutung beimessen, da bei *Ch. laevis*, welcher mit *Ch. cajetanus* in vielfacher Hinsicht sehr nahe verwandt ist, das Epithel an der entsprechenden Stelle sich ganz normal verhielt.

Nachdem ich bei zwei Chitonspecies in der Kiemenhöhle so stark modificirte Epithelien in einer so großen Erstreckung gesehen hatte, kam es mir seltsam vor, dass mir in der Kiemenhöhle von *Ch. siculus*, *Ch. Polii* und *Acanthochiton fascicularis*, von denen ich bisher allerdings hauptsächlich nur Schnitte aus der mittleren Körperregion untersucht hatte, nichts Ähnliches aufgefallen war. Ich überprüfte nun die



Schnitte der drei letztgenannten Arten nochmals und gelangte zu dem Resultate, dass bei denselben thatsächlich von den parietalen und paraneuralen Epithelkrausen keine Andeutung vorhanden sei, dass aber auch ihnen je zwei Epithelwülste zukommen, welche paraneural hinter dem letzten Kiemenpaare gelegen sind. An dieselben schließt sich nach hinten ein hohes, krausenartiges Epithel an, welches die Mantelwand des hintersten Raumes der Kiemenhöhle überzieht und desshalb als palliale Krause bezeichnet werden mag.

Auf Querschnitten von *Acanthochiton* aus der Region hinter den letzten Kiemen bildet das erhöhte Epithel einen Bogen, welcher jederseits etwa an der oberen Hälfte der Leibeswand beginnt und über die ganze Mantelwand der Kiemenhöhle hinabreicht (Fig. 77 mg). Es besitzt hier beinahe dieselbe Höhe wie die Krausen bei *Ch. laevis*. Der aus gehäuften Fadenzellen bestehende Epithelwulst stellt das innere Ende der pallialen Krause an der Leibeswand dar und liegt vom Centralnervenstrange ziemlich entfernt. Die Fadenzellen der pallialen Krause sind bei *Acanthochiton* weit spärlicher vertreten als bei *Ch. laevis*; sie stehen nur an den Ecken der durch gegenseitigen Druck polygonal geformten Drüsenzellen, wie aus quergetroffenen Stellen der Krause zu entnehmen war. Das nämliche Verhalten war auch den epibranchialen Krausen von *Ch. cajetanus* eigen.

Eine etwas geringere Ausbreitung der pallialen Krause fand ich bei der mit *Ch. Polii* sehr nahe verwandten Species von Faro. Hier liegt der Epithelwulst eben so wie bei den zwei folgenden Species wieder unmittelbar unter dem Centralnervenstrange; daran schließt sich die palliale Krause von gewöhnlichem Baue und erstreckt sich bis an jenen Gewebswulst hinab, welcher die Bauchfläche des Mantelrandes von der Kiemenhöhle trennt (Fig. 78 mg). Die Krause wird hier nicht mehr so hoch wie bei *Ch. laevis* und enthält auch weniger Fadenzellen. Die Faltungen, welche ich an ihr mitunter beobachtete (Fig. 78), dürften nur eine zufällige Erscheinung sein, veranlasst durch die Kontraktion des Mantelrandes. Dies wird dadurch noch wahrscheinlicher, dass diese Falten keine Symmetrie zeigen und bei einem zweiten Exemplare derselben Species, welches ich untersuchte, kaum eine Andeutung davon vorhanden war. — Bei *Ch. Polii* ist die palliale Krause sehr ähnlich gestaltet, nur dass sie noch niedriger bleibt und an der Mantelwand nicht ganz so weit hinabsteigt. Die paraneural gelegenen Epithelwülste sind hier gut ausgeprägt, eben so bei *Ch. siculus*. Bei letzterer Species ist jedoch die palliale Krause noch mehr reducirt; sie bleibt sehr niedrig; in einiger Entfernung vom Epithelwulste unterscheidet sie sich kaum vom gewöhnlichen niedrigen, drüsenreichen Epithel.

Es ist von vorn herein klar, dass Epithelien der Kiemenhöhle, welche durch einen so eigenthümlichen histologischen Bau ausgezeichnet sind und eine so große Ausbreitung erlangen können, auch eine wichtige physiologische Rolle spielen werden. B. HALLER, welcher nur die Epithelkrausen von *Ch. laevis* gesehen hat, legte auf das Vorhandensein der zahlreichen Drüsenzellen in denselben das Hauptgewicht, und es erschien ihm wahrscheinlich, dass das Sekret derselben zu den Geschlechtsprodukten in Beziehung stehe. Dem gegenüber möchte ich bei der Beurtheilung der Organe nicht so sehr die Drüsenzellen in den Vordergrund stellen als vielmehr die Fadenzellen, indem ich an den sehr klaren Präparaten von *Ch. laevis* die Beobachtung machte, dass sich an die Fadenzellen der paraneuralen Krausen direkt vom nahen Kiemeneingeweidennervenstrange kommende Nervenfasern ansetzen. Am leichtesten jedoch lässt sich die Innervirung der paraneural gelegenen Epithelwülste verfolgen, zu denen ich bei *Ch. laevis* und *siculus*, wo ich der Sache genauer nachging, sehr zahlreiche Nervenfasern hinziehen sah. Zwischen den beiden Centralnervensträngen und den Epithelwülsten befindet sich immer ein lockeres, maschiges Gewebe, dessen Lücken mit geronnener seröser Flüssigkeit erfüllt sind, innerhalb welcher die aus dem Inneren der Centralnerven entspringenden Nervenfasern sehr deutlich sichtbar waren. Die Basalfläche des Epithelwulstes ist stets vom darunter liegenden Gewebe scharf abgesetzt, und dieser Umstand ist besonders günstig für die Konstatirung des Übertrittes der Nervenfasern in den Epithelwulst, innerhalb dessen sie noch eine Strecke weit zu verfolgen waren. Die Sache liegt hier jedenfalls so, dass die Nervenfasern mit den Fadenzellen in Verbindung treten, welchen die keuligen, in einen Bogen gestellten Zellkerne angehören. Demnach sind diese Epithelwülste eigentlich als Sinneshöcker zu bezeichnen. Die Innervirung der vom Centralnervenstrange entfernteren Epithelkrausen habe ich nicht unzweifelhaft wahrnehmen können, doch findet sie vermuthlich auch hier statt, wenn auch vielleicht nicht zu jeder einzelnen Fadenzelle eine Nervenfaser hinführt. Die Sinneshöcker bestehen aber unzweifelhaft aus einer Anhäufung von Sinneszellen, wie aus den zahlreichen sie versorgenden Nervenfasern hervorgeht; zwischen diesen Sinneszellen befinden sich noch anders geartete Zellen, deren rundlicher Kern tiefer gelegen ist, und welche als Drüsenzellen zu deuten sein dürften, worauf ja schon der Umstand hinweist, dass die Sinneshöcker unmittelbar in die drüsenreichen Krausen übergehen.

Was die Funktion dieses Sinnesorgans anbelangt, so kann seine Lagerung keinen Zweifel darüber aufkommen lassen, dass es zur

Athmung in Beziehung steht und demnach als Geruchsorgan anzusprechen sein wird. Wenn auch die Epithelkrausen Geruchsempfindungen vermitteln, so werden doch die Sinnes- oder Geruchshöcker den hauptsächlichsten Theil des Geruchsorgans ausmachen.

Nach der Ausbildungsweise ihres Geruchsorgans sondern sich die von mir untersuchten Chitonon in zwei Gruppen. Zur ersteren gehören *Ch. laevis* und *Ch. cajetanus*, bei denen das Geruchsorgan in vier paraneural gelegene Geruchshöcker und je zwei parietale und paraneurale Geruchskrausen sich gliedert, von denen letztere als epibranchiale Krausen sich in größerer oder geringerer Erstreckung auf die proximale Seite der Kiemen fortsetzen. Die zweite Gruppe bilden *Ch. siculus*, *Ch. Polii* und sein Verwandter und *Acanthochiton*, wo das Geruchsorgan nur aus zwei paraneural gelegenen Geruchshöckern und einer pallialen Geruchskrause sich zusammensetzt. Bemerkenswerth ist, dass hier von den parietalen und paraneuralen Krausen sowie von den epibranchialen Krausen keine Spur vorhanden ist. *Chiton laevis* und *Ch. cajetanus* haben nur wenige Kiemen (unter 20), welche auf die hintere Körperhälfte beschränkt sind, während die Chitonon der zweiten Gruppe zahlreiche (über 20) Kiemen besitzen, welche weit nach vorn reichen, woraus hervorgeht, dass die Ausbildungsweise des Geruchsorgans mit der Zahl und Anordnung der Kiemen in einer gewissen Beziehung steht.

SPENGLER (in seiner Arbeit: »Über die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken«, diese Zeitschr., Bd. XXXV) vermuthete in dem braun pigmentirten Epithel, welches er an der äußeren Basis der Kiemen wahrnahm, ein Geruchsorgan, setzt jedoch selbst Zweifel in seine Vermuthung, da alsdann das Geruchsorgan der Chitonon an der Seite des abführenden Kiemengefäßes liegen würde, während es bei allen Prosobranchiern die Seite des zuführenden Gefäßes einnimmt. Ein den Prosobranchiern entsprechendes Verhalten offenbart sich nun aber thatsächlich in den epibranchialen Geruchskrausen bei *Chiton cajetanus* und *Ch. laevis*, welche an der inneren Seite der Kiemen, also an der Seite der zuführenden Kiemengefäße liegen. Demnach zeigen diese Chitonon eine Verwandtschaft zu den Prosobranchiern. Indessen macht die epibranchiale Krause selbst bei *Ch. cajetanus*, wo sie am mächtigsten entwickelt ist, nur einen Theil des Geruchsorgans aus, der größere Theil desselben, und darunter die Geruchshöcker, ist hier eben so wie das gesammte Geruchsorgan der Chitonon der zweiten Gruppe aus dem Bereiche der zuführenden Kiemengefäße gerückt.

Das Epithel der Fußsohle schwankt in Bezug auf seine Höhe bei den einzelnen Chitonon species. Das höchste Epithel der Fußsohle fand



ich bei Acanthochiton. Die Zellen, aus denen es besteht, sind zweifacher Art (Fig. 80). Die einen sind sehr dünn mit langen schmalen, in verschiedener Höhe liegenden Zellkernen (*fz*). An der Basis sind sie hell, gegen das freie Ende zu wird ihr Plasma dunkler gefärbt und ist zu Körnchen geballt. Außerdem sieht man noch runde, grundständige Zellkerne, welche schmalen Drüsenzellen anzugehören scheinen, die zwischen die dicht gestellten Stützzellen eingestreut sind (*dz*). Das Epithel der Fußsohle ist mit einem ziemlich starken cuticularen Saume versehen.

Als die Grundform der ektodermalen Epithelien bei den Chitonon sind wohl jene Epithelien hinzustellen, welche aus zweierlei Zellelementen, aus Faden- und Drüsenzellen, bestehen und einen bloßen cuticularen Saum besitzen, wie es beim Epithel der Fußsohle, dem drüsenreichen Epithel der Fußwand und den Geruchskrausen der Fall ist. Davon entfernt sich zunächst das kubische Flimmerepithel, welches vornehmlich die Mantelwand der Kiemenhöhle überkleidet und nur stellenweise Drüsenzellen enthält. Von der Grundform weicht aber das Mantelepithel am weitesten ab. Es setzt sich der Hauptsache nach aus einer Art von Zellen allein zusammen, welche eine sehr mächtige Cuticularbedeckung besitzen. Dieselbe ist entweder chitinig, wie die »Cuticula« und das Tegmentum, oder kalkig, wie das Articulamentum und die Stacheln. Die Drüsenzellen sind im Mantelepithel auf gewisse Stellen (die Ästheten und die Mehrheit der stacheltragenden Papillen) beschränkt.

Prag, im Januar 1894.

---

### Nachschrift.

Während der Drucklegung dieses Aufsatzes wurde ich durch den zoologischen Jahresbericht für 1889 auf eine Schrift aufmerksam, welche die in den Schalen verschiedener Mollusken enthaltenen augenähnlichen Organe zum Gegenstande hat, doch war es mir leider nicht mehr möglich, mir die Originalarbeit zu verschaffen, wesshalb ich mich mit einem einfachen Hinweise auf dieselbe begnügen muss. Der Titel derselben lautet: TENISON-WOODS, »On the anatomy and life history of Mollusca peculiar to Australia«. Proc. R. Soc. N. S. Wales. Vol. XXII. p. 106—187. T. 3—44. Darin theilt der Verfasser mit, dass er augenähnliche Organe, wie sie zuerst MOSELEY von gewissen Chitonon beschrieben hat, bei einer sehr großen Zahl von Gastropoden und Lamelli-

branchiaten aufgefunden habe. Er sah in den Schalen dieser Mollusken außer den Augen noch zahlreiche, sie versorgende Nerven (wohl unseren Fasersträngen entsprechend) und ein gangliöses Gewebe, welches an Masse das Cerebralnervensystem übertraf. Da nun schon seit längerer Zeit auch in den Schalen der Brachiopoden den Ästheten der Chitonen ähnliche Gebilde bekannt sind, so lehren die neueren Forschungen, dass die Verbreitung dieser eigenthümlichen Organe bei den beschalteten Mollusken eine sehr allgemeine ist. Der Umstand, dass TENISON-WOODS augenähnliche Organe erwähnt, welche tief in der Schale stecken, und selbst solche, welche auf der Innenseite der Schale sich befinden, lässt wohl den Zweifel aufkommen, ob man es in allen Fällen mit wirklichen Augen zu thun hat.

### Benutzte Litteratur.

1. J. F. VAN BEMMELEN, Over den bouw der schelpen van Brachiopoden en Chitonen. Proefschrift. 1882.
2. L. GRAFF, Anatomie des Chaetoderma nitidulum. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876.
3. B. HALLER, Die Organisation der Chitonen der Adria. II. Arbeiten aus dem zool. Inst. Wien. 1884.
4. A. HANSEN, Neomenia, Proneomenia und Chaetoderma. Bergens Mus. Arsb. 1888.
5. A. KOWALEVSKI, Neomenia corallophila. 1884. (Russisch.)
6. H. N. MOSELEY, On the Presence of Eyes in the Shells of certain Chitonidae and on the Structure of these Organs. Quart. Journal of Micr. Science. 1885.
7. F. REINCKE, Beiträge zur Bildungsgeschichte der Stacheln im Mantelrande der Chitonen. Diese Zeitschr. Bd. XVIII. 1868.
8. J. W. SPENGEL, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1884.
9. J. THIELE, Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1889.
10. A. WIREN, Mittheilungen über den Bau von Chaetoderma nitidulum. Verh. des biol. Vereins. Stockholm 1890.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel XXIII.

Fig. 4. Ein Theil der vorderen Körperhälfte von Chiton siculus Gray. Schalen I—IV; *ac*, Mittelfeld; *al*, Seitenfeld; *rp*, Rippen und *k*, Kiel des Mittelfeldes; *mr*, Mantelrand; *sch*, Schuppenstacheln; *ss*, borstenförmige Saumstacheln. Vergr. 12/1.

Fig. 1a. *Acanthochiton fascicularis* Monter. *k*, feingeriefter Kiel der II. bis VIII. Schale; *al*, Seitenfelder, mit regelmäßig vertheilten ovalen Tegmentalhöckern besetzt (welche in der Zeichnung etwas zu spärlich ausgefallen sind); *sb*, Stachelbüschel des Mantelrandes; *ss*, Saumstacheln. Vergr. 6/1.

Fig. 2 und 3. Abgehobene Schalen von *Chiton Polii* Phil. I., II. und VIII. Schale, in Fig. 2 von außen, in Fig. 3 von innen gesehen. *t*, Tegmentum; *k*, Kiel; *ap*, das Tegmentum überragende Apophysen des Articulamentums; *i*, Incisuren und *n*, Nahtlinien des Articulamentums; *ad*, Abdruck der Apophyse von der nächst hinteren Schale; *rn*, Grenzrinne zwischen Articulamentum und Tegmentum der VIII. Schale. Vergr. 6/1.

Fig. 4. Schalen I, II und VIII von *Acanthochiton fascicularis* (großes Exemplar). *k*, Kiel; *t*, Tegmentum; *i*, Incisuren des Articulamentums; *ap*, Apophysen; *a*, vorspringender Saum des Articulamentums der I. Schale. Vergr. 8/1.

Fig. 5. Vertheilung der Ästheten im Tegmentum von *Chiton siculus* (schematisch). Je einem Punkte entspricht die Gruppe der Chitinkappen eines Ästhetes. In der ganzen I. Schale und den Seitenfeldern der übrigen stehen die Ästheten in alternirenden radialen und concentrischen Reihen, in den Mittelfeldern verlaufen ihre Reihen in der Richtung der Rippen. *mr*, Mantelrand; *al*, Seitenfeld; *rp*, Rippen des Mittelfeldes; *k*, Kiel.

#### Bedeutung der in Taf. XXIV—XXVI wiederholt gebrauchten Buchstaben.

<i>a</i> , Articulamentum;	<i>mi</i> , Mikrästheten;
<i>ae</i> , Körper des Ästhetes;	<i>ms</i> , Mantelsaum;
<i>äk</i> , ästhetenbildende Mantelkante;	<i>mk</i> , Mikrästhetenkappe;
<i>bk</i> , Kern der Bildungszelle;	<i>mz</i> , Zellkerne am Grunde der Mikrästheten;
<i>bl</i> , blutgefäßartiger Hohlraum;	<i>n</i> , Kiemeneingeweidenervenstrang;
<i>bs</i> , Bildungszelle der Scheitelkappe;	<i>np</i> , Pedalnervenstrang;
<i>c</i> , Cuticula der Rückenseite des Mantels;	<i>p</i> , Fuß;
<i>c'</i> , Cuticula der Bauchseite des Mantels;	<i>per</i> , Periostracum;
<i>dz</i> , drüsenähnliche Zellen;	<i>s</i> , Stacheln;
<i>e</i> , Mantelepithel;	<i>sk</i> , Scheitelkappe;
<i>ep</i> , stachellose Papillen des Mantelepithels;	<i>t</i> , Tegmentum;
<i>f</i> , helle Fasern;	<i>th</i> , Tegmentalhöcker;
<i>fs</i> , Faserstrang;	<i>v</i> , gesimsartiger Mantelvorsprung;
<i>l</i> , Leibeshöhle;	<i>w</i> , Gewebswulst;
<i>m</i> , Mantelgewebe;	<i>zg</i> , Gruppe von Zellkernen am Grunde der Ästheten.

#### Tafel XXIV.

Fig. 6. *Chiton siculus*; acht Gruppen von Chitinkappen, welche je einem Ästhete angehören. Die Scheitelkappen (*sk*) sind zu einander in Quincunces gestellt, die kleineren Kappen der Mikrästheten (*mk*) bilden in jeder Gruppe drei parallele Züge; der centrale Zug (*cz*) enthält die Scheitelkappe, seitlich davon liegen der rechte und linke Seitenzug (*rz*, *lz*). *vk*, versprengte Mikrästhetenkappen.

Fig. 7. Gruppe der Chitinkappen eines Tegmentalhöckers von *Chiton Polii*. *z*, Züge der Mikrästhetenkappen.



Fig. 8. *Acanthochiton fascicularis*. Ein Stück eines von Mantelgewebe begrenzten Seitenfeldes in der Flächenansicht. Die Tegmentalhöcker (*th*) sind in Quincunces gestellt; in der Mitte ihrer Oberfläche liegen die Kappen der Ästheten (*mk*, *sk*). Der scharfe Kontour der Tegmentalhöcker bei tiefer Einstellung ist an einigen als punktierte Linie eingetragen. Die beiden Wülste des Mantelepithels (*wt*) haben den zwischen ihnen gelegenen Tegmentalhöcker abgeschieden. Der Spalt im Mantelgewebe (*sp*) ist die Bildungsstätte eines neuen Höckers. Faserstränge (*fs*) und Ästheten (*ae*) entspringen an der Unterseite des Mantelgewebes (*m*). *mi'*, Mikrästheten, welche mit keinem Ästhetenkörper in Verbindung stehen. Dem Körper der Ästheten (*ae*) sitzt entweder nur ein Megalästhet (*M*) auf, oder außerdem noch ein bis zwei Mikrästheten (*mi*).

Fig. 9. Ästhet von *Chiton Polii*. Die hellen Fasern (*f*) steigen theils zwischen den drüsenähnlichen Zellen (*dz*) bis unter die Scheitelkappe (*sk*) auf — ihnen gehören die länglichen Kerne (*fk*) an —, theils führen sie seitlich an den Ursprung der Mikrästheten (*mi*) hin; diesen gehören die Zellkerne *mz* an. *k'*, oberflächlich gelagerte Kerne des Faserstranges (*fs*); *pl*, Plasmanetz.

Fig. 10. Ästhet von *Chiton siculus*. Das von der Scheitelkappe (*sk*) bedeckte Megalästhet (*M*) enthält die oberen Enden mehrerer drüsenähnlicher Zellen (*dz*), eben so in Fig. 9, 11 und 12. Die Zellkerne am Grunde der Ästheten stehen zu den hellen Fasern in Beziehung. *k'*, oberflächlich gelagerter Kern des Faserstranges (*fs*).

Fig. 11. Ästhet von *Chiton laevis* Monter. Eine Anzahl Mikrästheten (*mi*) entspringt gemeinsam von einem horizontalen Ausläufer (*ha*) des Ästhetes. Das übrige wie in Fig. 10.

Fig. 12. Ästhet von *Chitonellus* sp.? Hier zweigen sich gar keine Mikrästheten ab, das Megalästhet (*M*) ist allein vorhanden.

Fig. 13. Frühes Bildungsstadium eines Ästhetes von *Chiton Polii*. Aus der Zellwucherung auf der ästhetenbildenden Mantelkante (*äk*) geht das Ästhet hervor. Der Zellhaufen beginnt sich in drüsenähnliche (*dr*) und fadenförmige (*f*) Zellen zu differenzieren; ihm lagert die große Bildungszelle der Scheitelkappe (*bs*) mit ihrem runden Zellkerne auf. Die junge Tegmentalsubstanz (*t*) zeigt eine intensiv gelbe Färbung.

#### Tafel XXV.

Fig. 14. Zwei ältere Entwicklungsstadien der Ästheten von *Chiton Polii*. Im Körper des oberen, jüngeren Ästhetes ist die Differenzierung seiner Inhaltzellen schon weiter gediehen als auf Fig. 13; die Scheitelkappe (*sk*) ist vollendet und ihre Bildungszelle (*bk*) wandert nach abwärts. Das untere etwas ältere Ästhet ist bereits völlig ausgebildet; sein Faserstrang (*fs*), in welchen die Bildungszelle der Scheitelkappe (*bk*) hinabgelangt ist, hat schon eine ziemliche Länge erreicht. Das Epithel *e'* liefert die kernhaltige Hülle an den Fasersträngen. *mi'*, in Bildung begriffenes Mikrästhet auf der Spitze der ästhetenbildenden Mantelkante (*äk*).

Fig. 15. Ästhetenbildung bei *Chiton laevis*. Zwei Ästheten mit verschieden weit vorgeschrittener Differenzierung ihrer Inhaltzellen. *bs*, Bildungszelle der Scheitelkappe, welche hier ihren Ort nicht zu verändern scheint.

Fig. 16. Ästhetenbildung und Entstehung der Tegmentalhöcker in den Seitenfeldern bei *Acanthochiton fascicularis*. *wt*, quergetroffener Epithelwulst, welcher den angrenzenden Tegmentalhöcker (*th*) abgeschieden hat, in welchen ein junges Ästhet von der ästhetenbildenden Mantelkante (*äk*) aus hineinreicht.

Fig. 17. Querschnitt durch *Chiton Polii* in der Gegend einer Schalenincisur.

Dasselbst fehlt der gesimsartige Mantelvorsprung (*v*) zwischen Articulamentum und Tegmentum, daher gelangen die Faserstränge (*fs*) auf die Sohle des Articulamentums.

#### Tafel XXVI.

Fig. 18. Querschnitt durch Acanthochiton fascicularis in der Gegend eines Stachelbüschels (*sb*). Der Mantelrand ist sehr mächtig entwickelt. Das Stachelbüschel (*sb*) ist einer tiefen Grube des Mantelgewebes eingesenkt, nur die äußeren Stacheln desselben bei *s* sind vollkommen entwickelt. Die Apophyse des Articulamentums (*a*) reicht weit ins Mantelgewebe vor. Die Tegmentalhöcker (*th*) greifen nicht auf den Kiel (*k*) über. Zu den Ästheten (*ae*) des letzteren führen Faserstränge (*fs*) hin, welche das Articulamentum durchsetzen.

Fig. 19. Querschnitt durch Chiton Polii seitlich von einer Schalenincisur. Die Faserstränge (*fs*) fußen auf dem gesimsartigen Mantelvorsprung (*v*) und ziehen an der Grenze zwischen Articulamentum und Tegmentum zu den Ästheten (*ae*) hin.

Fig. 20. Querschnitt durch Chiton laevis zwischen zwei Kiemen seitlich von einer Schalenincisur. In den schwach entwickelten Mantelrand (*mr*) reicht das Articulamentum (*a*) nicht weit vor. Bei *ae* ist eine Nahtlinie getroffen; zu den Ästheten (*ae*), welche in ihr liegen, führen Faserstränge vom dorsalen Mantelgewebe durch das Articulamentum (*a*). *ng*, paraneurale Geruchskrause; *lg*, parietale Geruchskrause; *ka*, *kv*, Kiemenarterie und -vene.

Fig. 21. Zwei Querschnittshälften durch Chitonellus sp. In der rechten Hälfte erscheint eine Schale getroffen, die linke stammt aus der Region zwischen zwei Schalen. Die Stelle *ms* der mächtig entwickelten Cuticula entspricht dem Mantelsaume der Chitonien. Der rudimentäre Fuß (*p*) liegt in einer ventralen Furche.

Fig. 22. Mantelepithel unterhalb eines Schuppenstachels von Chiton siculus.

Bedeutung der in den Taf. XXVII—XXX wiederholt gebrauchten Buchstaben.

<i>b</i> , Chitinbecher;	<i>js</i> , junger Stachel;
<i>bk</i> , Kern der Bildungszelle;	<i>k</i> , Zellkern;
<i>bp</i> , chitinige Basalplatte;	<i>lp</i> , chitinige Seitenplatte;
<i>bz</i> , Bildungszelle des jungen Stachels;	<i>m</i> , Mantelgewebe;
<i>c</i> , dorsaler } Theil der Cuticula;	<i>pb</i> , gestieltes plasmatisches Bläschen;
<i>c'</i> , ventraler }	<i>r</i> , Chitinning;
<i>cy</i> , Cylinderzellen;	<i>rf</i> , Riefen;
<i>ds</i> , Rückenstachel;	<i>s</i> , Schaft des Stachels;
<i>e</i> , Mantelepithel;	<i>sf</i> , Scheide des Plasmafadens;
<i>ek</i> , Endkölbchen;	<i>sh</i> , Stachelhäutchen;
<i>ep</i> , stachellose Epithelpapille;	<i>sp</i> , stacheltragende Papille;
<i>es</i> , Scheibchen des Endkölbchens;	<i>ss</i> , Saumstachel;
<i>f</i> , heller Plasmafaden;	<i>sz</i> , Scheibchen des Zapfens;
<i>fr</i> , der Cuticula aufgelagerte Fremdkörper;	<i>vs</i> , Bauchstachel;
<i>i</i> , organischer Inhalt;	<i>z</i> , Zapfen des Chitinbechers.

#### Tafel XXVII.

##### Chiton Polii.

Fig. 23. Unentkalkter dünnbecheriger Rückenstachel.

Fig. 24. Langbecheriger Rückenstachel, unentkalkt.

Fig. 25. Bauchstachel, aus der Nähe des Mantelrandes; unentkalkt.

Fig. 26. Saumstachel, unentkalkt.

Fig. 27. Gruppe völlig ausgebildeter dünnbecheriger Rückenstacheln. Die stacheltragenden Papillen (*sp*) sind ins Mantelgewebe eingesenkt. Der Plasmafaden des einen, weit abgehobenen Stachels entspringt aus einer Papille (*sp'*), welche den stachellosen (*ep*) gleicht, und ist oben von einer kernhaltigen Scheide (*sf*) umgeben. Der mittlere Stachel ist seitlich angeschnitten, so dass sein Endkölbchen und der Zapfen nicht sichtbar sind.

Fig. 28. Mantelsaum. Der Plasmafaden (*f*), welcher zum Endkölbchen (*ek*) des fertigen Saumstachels (*ss*) hinführt, liegt in einer kernhaltigen Scheide (*sf*). Am Zapfen des Chitinbechers (*z*) und dem Endkölbchen (*ek*) hebt sich ein deutliches Scheibchen (*sz*) ab. *ss'*, ein der Vollendung naher Saumstachel, dessen Becher (*b*) schon stark verdickt ist. Der Plasmafaden (*f'*) zwischen den beiden Bauchstacheln (*vs*) ist von einem abgestoßenem Stachel zurückgeblieben.

Fig. 29. Gruppe langbecheriger Rückenstacheln. Am großen Stachel ist der Chitinbecher (*b*) völlig entwickelt, der Ring (*r*) und das Endkölbchen (*ek'*) sind noch in Bildung begriffen. Die Bildungszelle (*ek'*) des Stachels hat sich vom Zapfen (*z*) des Bechers abgelöst und das Scheibchen des Endkölbchens schon abgeschieden. Daneben ist im Inneren einer Papille ein sehr junger Saumstachel (*js*) sichtbar, welcher seiner Bildungszelle (*bz*) aufruht. Der dritte alte Stachel ist nur angeschnitten.

Fig. 30. Ein junger, von der Papille (*sp*) noch umschlossener Bauchstachel (*js*); darunter ein weit abgehobener und stark abgenutzter, alter Bauchstachel.

Fig. 31. Junger, von der Papille (*sp*) noch umhüllter Rückenstachel (*js*). Seine Bildungszelle (*bz*) und die sie umgebenden cylindrischen Zellen (*cy*) ruhen in einer Gewebseinsenkung.

Fig. 32. Etwas älterer Rückenstachel, welcher die Papille (*sp*) durchbrochen hat und in die Cuticula (*c*) eindringt; sein Inneres enthält reichliche gelbe Substanz.

Fig. 33. Ein junger und ein alter Bauchstachel; dem jungen (*js*) haftet eine sanduhrförmige Bildungszelle (*bz*) an. Das Stachelhäutchen (*sh*) des älteren Stachels (*vs*) ist theilweise abgenutzt; an der Austrittsstelle seines Plasmafadens (*f*) aus der Papille liegt ein länglicher Zellkern (*k*).

Fig. 34. Vorgesprochenes Stadium eines jungen Rückenstachels. So weit die große, verkehrt kegelförmige Bildungszelle (*bz*) den Becher (*b*) berührt, ist er intensiv gelb gefärbt. Im Inneren des Schaftes (*s*) sind wie in den fertigen Stacheln Schichten einer gelben Substanz quer ausgespannt.

Fig. 35. Weit vorgeschrittenes Entwicklungsstadium eines dünnbecherigen Rückenstachels. Die Bildungszelle ist bedeutend reducirt und steht im Begriffe, das Endkölbchen (*ek'*) zu bilden.

Fig. 36. Gestielte Bläschen (*pb*) von gewissen stachelfreien Stellen nahe der ästhetenbildenden Mantelkante; sie liegen in verschiedener Höhe in der Cuticula (*c*) und sind durch helle Plasmafäden (*f*) mit Epithelpapillen (*ep*) verbunden.

#### Tafel XXVIII.

#### Chitonellus sp.

Fig. 37. Rückenstachel, unentkalkt.

Fig. 38. Bauchstachel, unentkalkt.

Fig. 39. Chitinring eines Saumstachels, schief von oben gesehen.

Fig. 40. Saumstachel, unentkalkt, bei mittlerer Einstellung. Sein vom Stachelhäutchen (*sh*) überkleideter Schaft (*s*) besteht aus einer Anzahl paralleler, horizon-



taler Schichten, welche eine zarte, durchgehende Längsstreifung zeigen. Der Chitinbecher (*b*) geht allmählich ins Stachelhäutchen (*sh*) über.

Fig. 44. Gruppe entkalkter Rückenstacheln von einem in Alkohol gehärteten Präparate. Die stacheltragenden Papillen (*sp*) sind ins Mantelgewebe eingesenkt. *r'*, Aussehen des Chitinringes bei hoher Einstellung; *r*, Ringe im optischen Durchschnitte gesehen; *sh'*, ein erhalten gebliebenes Stück des Stachelhäutchens; *i*, längsgestreifter organischer Inhalt eines jüngeren Stachels.

Fig. 42. Saumstachel. Sein Chitinbecher (*b*) trägt einen gerieften Zapfen (*z*). Der Ring (*r*) erscheint bei Saumstacheln unten wie zerfasert.

#### *Acanthochiton fascicularis*.

Fig. 43. Zwei Bruchstücke eines unentkalkten großen Stachels vom Rande eines Stachelbüschels. Als innere Struktur lässt der Schaft (*s*) eine feine Längsstreifung erkennen.

Fig. 44. Dünner Rückenstachel.

Fig. 45. Ein aus vielen Theilstücken bestehender Ring eines Saumstachels von oben gesehen.

Fig. 46. Ein Bauchstachel, unentkalkt; der Ring (*r*, im optischen Durchschnitte gezeichnet) ist schief abgestutzt.

Fig. 47. Ein Theil von der oberen Wandung einer Stachelbüschelgrube; *e*<sub>1</sub>, *e*<sub>2</sub>, *e*<sub>3</sub>, verschiedene Entwicklungsstadien von großen Stacheln. *s*<sub>1</sub>, *s*<sub>2</sub>, zwei vollendete, schwächere Stacheln.

Fig. 48. Ein Stück des Grundes einer Stachelbüschelgrube, wo sich nur im Wachstume begriffene mit einer Bildungszelle (*bz*) versehene Stacheln vorfinden.

Fig. 49. Gruppe von Bauchstacheln; zwei Papillen entsteigt der Plasmafaden je eines gestielten plasmatischen Bläschens (*pb*).

Fig. 50. Ganz junger Bauchstachel (*s'*), welcher noch in der, einen fertigen Stachel tragenden Papille eingeschlossen ist und einer Bildungszelle (*bz*) aufruht.

#### *Chiton siculus*.

Fig. 51. Flächenansicht eines unentkalkten Schuppenstachels, welcher mit Reihen von Höckerchen (*rh*) besetzt ist. Die rautenförmige Basalplatte ist in ihrem Umrisse durch eine Punktirung angedeutet.

Fig. 52. Schuppenstachel, central in der Richtung der kürzeren Diagonale der rautenförmigen Basalplatte (*bp*) durchschnitten. Die chitinige Basalplatte trägt einen kleinen Zapfen (*z*) über dem Endkölbchen (*ek*), welches in der stacheltragenden Papille (*sp*) dem Mantelgewebe unmittelbar aufsitzt. Die Seitenplatte (*lp*) schließt am proximalen Ende einen rechten Winkel mit der Basalplatte ein. Der organische Inhalt (*i*) des Stachels zeigt eine aufsteigende Faserung.

#### Tafel XXIX.

Fig. 53—60 beziehen sich auf *Chiton siculus*, Fig. 61—63 auf *Chiton laevis*.

Fig. 53. Theil eines Flächenschnittes durch den Mantelrand, so dass die Schuppenstacheln parallel zur Basalplatte und etwas oberhalb derselben getroffen erscheinen. Die Seitenplatten (*lp*) zeigen die Gestalt eines Bogens, an dessen Enden je eine Papille (*ep*) gelegen ist. Der Mitte der Seitenplatten gegenüber liegt die den Schuppenstachel tragende Papille (*sp*), welche in einem Falle das Endkölbchen enthielt. Zwischen den einzelnen Stacheln ist die Cuticula (*c*) nur spärlich vertreten.

Fig. 54. Querschnitt durch einen sehr jungen, von zwei Epithelwülsten überwallten Schuppenstachel (*s'*). Der alte Stachel, welcher durch den neuen ersetzt wird, erscheint hoch abgehoben.

Fig. 55. Zwei ältere Entwicklungsstadien (*e*<sub>1</sub>, *e*<sub>2</sub>) von Schuppenstacheln. Die Epithelwülste (*w*, *w* und *w'*, *w'*) liegen an den Enden der jungen Stacheln. Die erhöhten Stellen des Epithels (*p*, *p'*) an der Basis der jungen Stacheln liefern vielleicht die stacheltragende Papille. Die Basalplatten sind noch nicht gebildet; am älteren Stadium (*e*<sub>2</sub>) beginnt der eine Epithelwulst (*w'*) die Seitenplatte abzusondern.

Fig. 56. Gruppe niederliegender Bauchstacheln, unentkalkt; an einer Reihe ist die innere Struktur dargestellt.

Fig. 57. Gewöhnlicher Saumstachel, unentkalkt, mit Oberflächenskulptur; *A*, in der Rücken-, *B*, in der Seitenansicht.

Fig. 58. Derselbe Saumstachel bei mittlerer Einstellung mit innerer Struktur.

Fig. 59. Typische Gruppe eines langbecherigen und zweier kurzbecheriger Saumstacheln, unentkalkt. Der gertenförmige Chitinbecher (*b*) des langbecherigen Stachels ist von einem Kanale durchzogen und trägt einen winzigen Schaft (*s*). *ca*, chitinige Kapsel, das Endkölbchen umhüllend.

Fig. 60. Die drei Arten der Saumstacheln (*I*, *II*, *III*) in ihrer natürlichen Stellung. *I*, gewöhnlicher, *II*, kurzbecheriger, *III*, langbecheriger Saumstachel. Die Papillen (*sp*) der beiden letzteren sind lang ausgezogen. *ca*, Bedeutung wie in Fig. 59.

Fig. 61. Eine ältere und eine vom Mantelsaume her sich darunter schiebende jüngere Reihe von Bauchstacheln. *S*, letztgebildeter, *js*, jüngster Stachel der neuen Reihe; *dz*, Drüsenzelle einer stacheltragenden Papille, deren Inhalt durch die Konservierung nicht zerstört war.

Fig. 62. Ein ausgebildeter Bauchstachel.

Fig. 63. Quer durchschnittenen Bauchstacheln, welche in verschiedener Höhe der Cuticula (*c'*) liegen, oft zu zweien über einander (entsprechend Fig. 64).

### Tafel XXX.

#### Fig. 64—76 Chiton laevis.

Fig. 64. Drei Schuppenstacheln. Die rautenförmige Basalplatte (*bp*) ist in der Richtung der kleineren Diagonale durchschnitten; nur der mittlere Stachel ist central getroffen.

Fig. 65. Schuppenstachel, in der Richtung der größeren Diagonale der Basalplatte (*bp*) central vom Schnitte getroffen.

Fig. 66. Frühes Bildungsstadium eines Schuppenstachels (*js*) ohne besondere Bildungszelle.

Fig. 67. Älteres Entwicklungsstadium eines Schuppenstachels unterhalb eines schon weit abgehobenen Stachels. Der organische Inhalt (*i*) des entkalkten Schaftes ist reichlich vorhanden. Die Basalplatte ist noch nicht angelegt.

Fig. 68. Ein älterer und ein jüngerer Saumstachel gewöhnlicher Art (*I*); der jüngere ruht einer Bildungszelle (*bz*) auf.

Fig. 69. Mantelsaum. Langbecheriger Saumstachel (*III*), vollständig ausgebildet. Der lange Becher (*b*) ist von einem Kanale durchzogen. Der röhrenförmige Ring (*r*) umschließt eine Kapsel (*ca*), innerhalb welcher, auf einem dunklen Scheibchen ruhend, das Endkölbchen gelegen ist. *II*, kurzbecheriger Saumstachel; *o*, zellkernhaltiges Bläschen, welches einem Saumstachel *II*. Art angehört.

Fig. 70. Mantelsaum. *I*, gewöhnlicher, *II*, zwei kurzbecherige, *III*, ein lang-

becheriger Saumstachel, dessen Ring (*r*) und die von ihm umschlossenen Theile zur Anlage kommen; der Kern der Bildungszelle (*bz*) ist noch sichtbar. *sp*, Gewebestrang, hervorgegangen durch die Verschmelzung der Papillen der mit ihm verbundenen Stacheln. Das Endkölbchen (*ek*) dieser Stacheln liegt in einem ovalen zellkernhaltigen Bläschen (*o*).

Fig. 71. Kubisches Epithel von der Mantelwand der Kiemenhöhle (mit gestricheltem Saume).

Fig. 72. Drüsenreiches Epithel von der Fußwand der Kiemenhöhle. *st*, Stützzellen; *dz*, Drüsenzellen.

Fig. 73. Ein Theil des parietalen Geruchsepithels. *dz*, Drüsenzellen mit gekörneltem Inhalte; *fz*, fadenförmige Zellen mit starkem, gestricheltem Saume.

Fig. 74. In etwa  $\frac{3}{4}$  seiner Höhe querdurchschnittenes Geruchsepithel. Die kernhaltigen Fadenzellen (*fz*) bilden ein Netzwerk, in dessen Maschen die Drüsenzellen stehen.

Fig. 75. Ausbreitung des Geruchsorgans in der Region der vorderen Kiemen. *eg*, epibranchiale Geruchskrause, welche an der Seite des zuführenden Kiemengefäßes (*ad*) gelegen ist. *lg*, parietale Geruchskrause; *k*, Kieme; *m*, Kiemeneinge-weidenervenstrang; *mr*, Mantelrand; *l*, Leibeshöhle; *p*, Fuß.

Fig. 76. Ausbreitung des Geruchsorgans in der Gegend der letzten Kieme. Der unterhalb des Centralnervenstranges (*n*) gelegene Geruchshöcker (*gh*) geht in die paraneurale Geruchskrause (*pg*) über, welche sich auf die Kieme (*k*) fortsetzt.

Fig. 77. Ausbreitung des Geruchsorgans hinter dem letzten Kiemenpaare bei *Acanthochiton fascicularis*. *gh*, Geruchshöcker, welcher in die palliale Geruchskrause (*mg*) übergeht, die bis zum Gewebswulste (*w*) des Mantelrandes sich erstreckt; *d*, Enddarm; *np*, Pedalnervenstrang; *kh*, Kiemenhöhle.

Fig. 78. Geruchsorgan von *Chiton Polii* aus Faro bei Messina. *a*, Articulation; *t*, Tegmentum. Bedeutung der übrigen Buchstaben wie in Fig. 77.

Fig. 79. Geruchsorgan bei *Chiton Polii* aus Rovigno. *a'*, Apophyse der letzten Schale. Die übrigen Buchstaben wie früher.

Fig. 80. Epithel der Fußsohle von *Chiton siculus*. *p*, Gewebe des Fußes; *dz*, Drüsenzellen; *fz*, fadenförmige Stützzellen mit einem cuticularen Saume (*cs*).



# Über die zoologisch-systematische Bedeutung der Gehörorgane der Teleostier.

Von

Dr. H. von Ihering.

(Rio Grande do Sul.)

---

Mit Tafel XXXI.

---

## I. Allgemeiner Theil.

Die vorliegende Arbeit behandelt ein bisher noch kaum<sup>1</sup> studirtes Thema, welches gleichwohl nach den hier niedergelegten Erfahrungen für die Systematik der Knochenfische, für die Erkenntnis der natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Gruppen von ganz hervorragender Bedeutung werden wird.

Wohl fehlt es seit BRESCHET und HASSE bis auf RETZIUS nicht an hervorragenden Forschungen über das Gehörorgan der Fische, allein dieselben verfolgen andere Zwecke, suchen die vergleichende Anatomie und Histologie des Organs klar zu legen, behandeln aber nicht die Frage, ob im Gehörorgane Verschiedenheiten des Baues zum Ausdruck gelangen, welche für die zoologische Klassifikation wichtig werden können. Thatsächlich haben denn auch alle diese Arbeiten auf die Systematik keinerlei Rückwirkung geäußert, auch nicht KRIEGER's Dissertation über die Otolithen.

Von einer anderen Seite her ist neuerdings diese Frage in Angriff genommen, einer der wenigen Fälle, in denen die zoologisch-paläontologische Forschung der zoologischen vorausgeeilt ist. Die Paläontologen haben sich eingehend mit den fossilen Otolithen der Knochenfische befaßt, weil in vielen Schichten diese Körper die einzig wohl erhaltenen und zur Determination geeigneten Reste von Fischen repräsen-

<sup>1</sup> So sagt KOKEN in der unten citirten Arbeit: »Es ist aber Sache des Zoologen, den vernachlässigten Otolithen zu ihrem Rechte zu verhelfen. l. c. p. 275.

tiren. Vor Allem ist es das Verdienst von KOKEN<sup>1</sup>, dieses Thema durch eingehende Untersuchungen gefördert zu haben, indem er dabei auch Vergleichsmaterial von lebenden Repräsentanten heranzog. Für die uns hier beschäftigenden Fragen genügt diese naturgemäß einseitige Behandlung nicht. Für paläontologische Zwecke sind nur die größeren, leichter zur Konservierung geeigneten Otolithen von Bedeutung, zumal also der Stein des Sacculus, die Sagitta. Für zoologisch-systematische Zwecke erweisen sich aber auch die kleineren und kleinsten Otolithen als zum Theil ausnehmend wichtig, so namentlich auch der Otolith der Lagen, der Asteriscus.

Das Studium der Gehörsteine bildete auch den Anlass und Ausgangspunkt dieses Aufsatzes. Vor sieben Jahren untersuchte ich bei der Stadt Rio Grande prähistorische Wohnstätten der Indianer, sog. Sambaquys, Erdschichten, welche jetzt von Sand und dürftiger Vegetation überdeckt, außer Kohlen, Topfscherben, einzelnen Steinwaffen etc. auch die Reste der Mahlzeiten der Urbewohner enthalten, um deren Studium mir es zumal zu thun war<sup>2</sup>. Von Fischen fanden sich an wohl erhaltenen Resten besonders zahlreiche Otolithen vor. Eine Sammlung der Otolithen der Fische, welche in Rio Grande auf den Markt gelangen, ließ leicht die Bestimmung bewerkstelligen, welche besonders *Arius Commersonii* (Lapillus) und *Pogonias chromis* und *Micropogon undulatus* (Sagitten) als reichlich vertreten erwies. Seit jener Zeit habe ich dem Gegenstande meine Aufmerksamkeit zugewandt. Trotzdem hat es mir jetzt, als ich mich an die Ausarbeitung machte, vielfach an gutem Material gefehlt.

Der Grund hierfür liegt vor Allem in der ungenügenden Erhaltung der konservirten Fische, welche zwar für zoologische Untersuchung völlig gut erhalten sind, nicht aber für die Untersuchung der in der Schädelhöhle gelegenen Organe. Die besten Resultate erhält man bei Untersuchung von frischem Material. Ist ein Fisch aber in Alkohol konservirt ohne Freilegung des Gehirns, resp. Öffnung der Schädelhöhle, so findet man sehr oft die kleinsten Otolithen macerirt resp. aufgelöst. Bedenkt man, dass diese kleinen Kalkkörper, zumal der Asteriscus oft nur wenige Milligramm Gewicht haben, so ist leicht begreiflich, wie leicht bei geringster Ansäuerung des Alkohols ihre Auflösung erfolgen kann. Selbst wenn sie nicht gelöst wurden, sind

<sup>1</sup> E. KOKEN, Über Fischotolithen. Zeitschr. der deutschen Geolog. Gesellschaft. 1884. p. 500—565 und Taf. IX—XII, sowie E. KOKEN, Neue Untersuchungen an tertiären Fischotolithen. Ibid. Jahrg. 1888. p. 274—305. Taf. XVII—XIX.

<sup>2</sup> cf. H. VON IHERING, die Lagoa dos Patos. Deutsche geogr. Blätter (Geogr. Ges. Bremen). Bd. VIII. 1885. p. 191 ff.

sie in anderen Fällen so brüchig und mürbe geworden, dass sie bei der Präparation zerfallen. Vielleicht genügt Einsalzen, natürlich nach Öffnung der Schädelhöhle etwa durch Entfernung des Vordertheiles des Kopfes. Auch aus getrockneten Fischköpfen kann man oft die Otolithen gut entnehmen. Bei Untersuchung frischen Materials, wie sie den meisten der hier mitgetheilten Untersuchungen zu Grunde liegt, hat man den Vorthail auch die Verhältnisse des häutigen Labyrinthes kennen zu lernen und den Otolithen unter Wasser gut aus seiner Umhüllung schälen zu können, während an getrockneten oder konservirten Köpfen oft die feine Deckmembran, welche die Macula acustica enthält, so fest in den Sulcus acusticus eingetrocknet ist, dass es schwer hält, ohne Läsion den Otolithen völlig rein zu bekommen.

Der Bau des Gehörorgans ist bei den Teleostiern ein so typisch gleichmäßiger, dass sich aus ihm im Allgemeinen Momente für die generische Trennung oder für Scheidung in Familien etc. kaum entnehmen lassen. Einzelne wesentlichere Differenzen scheinen immerhin zu bestehen. Vor Allem handelt es sich dabei um die mehr oder minder scharfe Scheidung der drei sackförmigen Abschnitte, welche die Otolithen enthalten. Am geringsten war diese Scheidung unter den von mir untersuchten Formen bei den Cyprinodonten entwickelt.

Der wichtigste Befund, so weit er das Gehörorgan als Ganzes betrifft, scheint mir die Entwicklung eines langen Kanales zwischen Vestibulum und Sacculus zu sein, die ich bei Characiniden und einem Theile der Siluriden beobachtete. Es hat sich nämlich das merkwürdige Verhältniss ergeben, dass bei den Characiniden nur das Vestibulum sammt seinen halbkreisförmigen Kanälen in der Schädelhöhle gelegen ist, indess Sacculus und Lagena in einer Höhlung in der Schädelbasis eingeschlossen liegen, durch einen Canalis communicans mit dem Vestibulum verbunden<sup>1</sup>. Etwas Neues ist damit nicht gegeben, es ist einfach die je nach Gattung und Familie bald weitere bald engere Verbindung zwischen Vestibulum und Sacculus zu einem etwas längeren Kanale ausgezogen. Sacculus und Lagena liegen auch, wo ein solcher Kanal nicht existirt, doch oft der Schädelbasis auf, in einer Grube derselben. Diese Grube ist es, die sich in eine geräumige Höhlung umwandelt, welche nur am vorderen Ende noch frei mit der Schädelhöhle communicirt und hier den Canalis communicans und den unteren Ast des Nervus acusticus eintreten lässt.

<sup>1</sup> Siehe auch SAGEMEHL, Das Cranium der Characiniden, eine mir leider nicht zugängliche Arbeit. cf. Morph. Jahrb. Bd. X. 1884. p. 1—119.



Der eben bezüglich der Characiniden erörterte Fall kehrt bei einer großen Anzahl von Siluriden<sup>1</sup> wieder, so namentlich bei den Pimelodinen und Ariinen. Bei den Panzerwelsen treffen wir dieses Verhältnis zwar auch vertreten (Loricaria), allein die meisten von ihnen: Plecostomus, Chaetostomus, Otocinclus etc. besitzen den Ductus utriculo-saccularis nicht, so dass also Sacculus und Lagena in der Schädelhöhle liegen. Es gewinnt hiernach den Anschein, als sei es in beiden Familien selbständig zur Ausbildung des Canalis communicans gekommen resp. zur Verlegung des Sacculus in die Schädelbasis. Vielleicht wird die Untersuchung der Cypriniden auch bei ihnen Gattungen mit gleichem Verhalten nachweisen, und es würde dann die Frage zu studiren sein, welche physiologische Bedeutung dieser Eigenthümlichkeit zukomme. Irgend eine Bedeutung muss dieselbe ja doch wohl haben, und dass es gerade resp. vorzugsweise Süßwasserfische sind, bei denen wir dieses Verhältnis antreffen, legt die Vermuthung nahe, dass die Verlegung<sup>2</sup> von Sacculus und Lagena in die Knochenmasse der Schädelbasis irgendwie von Vortheil für ihre Träger sein und in Zusammenhang stehen muss mit den besonderen Bedingungen ihres Lebens im Süßwasser.

Außer den hier erwähnten Differenzen im Baue des Gehörorgans kommen bei den untersuchten Gattungen nur wenige und von untergeordneter Bedeutung vor. Während ich die Frage offen lassen muss, ob bei manchen Gattungen die Scheidung von Vestibulum und Sacculus noch eine so geringe ist, dass die hintere Ampulle und die Kommissur der beiden vertikalen Bogengänge in den Sacculus münden — es würde das die Perspektive eröffnen, die drei Otolithen ursprünglich als je einer Ampulle zugehörig zu erkennen — sehen wir bei Arius das Extrem nach der anderen Seite hin erreicht, das Vestibulum ist enorm geworden und ganz von dem riesigen Lapillus erfüllt. In der Regel aber ist der Lapillus sehr klein und der wichtigste Abschnitt mit Rücksicht auf die Gehörsteine ist der Sacculus. Sehr variabel endlich ist die Lagena, die bald mehr oder minder gleichwerthig dem Sacculus entwickelt ist, oder zu einem fast bedeutungslosen minimalen Anhang am Hinterrande des Sacculus herabsinkt, wie bei den Sciaeniden und

<sup>1</sup> Hier ist dieses Verhältnis, d. h. die Entwicklung des Ductus utriculo-saccularis bereits für Silurus und Malapterurus von RETZIUS beschrieben. Auch BRESCHET hat schon für Cyprinus diesen Verbindungskanal beschrieben und abgebildet, allein er ist dort sehr kurz. So stark entwickelt wie bei den Characiniden und einem Theile der Siluriden scheint er in anderen Familien nicht vorzukommen.

<sup>2</sup> Oder vielleicht die Beibehaltung einer ursprünglichen, bei den Acanthopterygiern in der Regel aufgegebenen Lage innerhalb der Schädelbasis. Übrigens hat mich Herr Dr. KOKEN darauf aufmerksam gemacht, dass dieser Ductus utriculo-saccularis auch bei einzelnen Acanthopterygiern, Anarrhichas z. B. entwickelt sei.

wohl der Mehrzahl der Acanthopterygier. Vielleicht erweist fernere Untersuchung die relativ bedeutende Entwicklung von Lagna und Asteriscus abermals als ein den Süßwassergattungen charakteristisches Verhältnis.

Die Länge der halbkreisförmigen Kanäle und ihr Durchmesser, die geringere oder beträchtlichere Länge der Kommissur der beiden vertikalen Kanäle etc., wechseln zwar vielfach, ohne aber Werth für die Systematik zu besitzen. Das Verhältnis des Labyrinthes zur Schwimmblase habe ich nicht in den Bereich dieser Untersuchung gezogen.

Am wichtigsten für die Erforschung der natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen sind meinen Erfahrungen zufolge die Otolithen. Ich habe namentlich zwei Familien eingehender hierauf untersucht, Siluriden und Characiniden. Es zeigt sich, dass bei beiden mancherlei Differenzen innerhalb der untersuchten Gruppen und Gattungen vorkommen, aber diese Unterschiede sind doch alle relativ unbedeutend, so zwar, dass man keinen Augenblick über die einander entsprechenden Theile der einzelnen Otolithen in Zweifel bleibt. Aber mehr noch! Auch Siluriden und Characiniden unter einander sind so vollkommen nach dem gleichen Bauplane hinsichtlich ihrer Otolithen organisirt, dass sie als Glieder einer größeren naturgemäß zusammengehörigen Abtheilung erscheinen. Zunächst glaube ich, dass man an dem Lapillus wohl einen Siluriden und einen Characiniden wird unterscheiden können, was ich für Sagitta und Asteriscus nicht vertreten möchte, ob aber bei Ausdehnung der Untersuchungen über eine sehr viel größere Reihe von Gattungsvertretern dieses Resultat noch wird bestehen bleiben, ist mir fraglich. Der Lapillus scheint überhaupt der am meisten konservative Otolith zu sein, denn es ist z. B. bei so verschiedenartigen Formen wie Chromiden und Siluriden bei einzelnen Gattungen eine solche Übereinstimmung im Lapillus vorhanden, dass ich kein durchgreifendes Merkmal zur sicheren Unterscheidung anzugeben weiß.

Anders gestaltet sich das Verhältnis für die Sagitta. Auch hier finden wir weitgehende typische Übereinstimmung zwischen Siluriden und Characiniden, und dieser Gruppe schließen sich auch die Cypriniden an, allein der Unterschied im Baue der Sagitta zwischen diesen Süßwasserphysostomen und den Acanthopterygiern ist ein sehr ausgesprochener, ein so großer, dass er, wie ich denke, hinreichend ist um einer Anzahl bisher fälschlich bei den Physostomen untergebrachter Gattungen und Familien ihren richtigen Platz anzuweisen.

Auch der Asteriscus scheint trotz typischer Übereinstimmung in weit von einander stehenden Familien, doch auch wieder große Diffe-

renzen zu bieten, deren Studium von Nutzen zu werden verspricht. Er ist bei den Acanthopterygiern meist sehr klein, aber bei den großen Hauptfamilien der Süßwasserphysostomen relativ sehr groß, selbst größer als die Sagitta. Bei diesen Gattungen wird es dadurch schwer, die entsprechenden Theile des Gehörs und die entsprechenden Otolithen der Acanthopterygier und Physostomen sicher zu identificiren. EMERY giebt im Zoologischen Jahresbericht für 1885, p. 70 an, dass CANESTRINI<sup>1</sup> die Sagitta Lapillus, den Asteriscus Sagitta nenne. Ich selbst bin lange geneigt gewesen, den Asteriscus der Characiniden als die wahre Sagitta anzusehen, weil mir die eigenthümlichen Verhältnisse bei Salminus u. A. als Übergang erschienen zwischen der Form des Sulcus acusticus bei ihnen und bei den Acanthopterygiern, und weil bei beiden das Ostium nach vorn steht und die Sulcusseite die mediale ist. Wenn ich trotzdem mich jetzt der üblichen Meinung anschließe, wonach bei Cypriniden, Characiniden etc. der sternförmige Körper mit hufeisenförmigem Sulcus acusticus der Asteriscus ist, so bestimmt mich dabei die Erwägung, dass nicht die eventuell doch leicht irrige Deutungen ermöglichenden Verhältnisse der Gehörsteine hier entscheidend sein können, sondern lediglich jene des häutigen Labyrinthes. Aber auch diese können Gegenstand verschiedenartiger Interpretation sein. Man sagt mit Recht, dass im Allgemeinen die Lagena hinter dem Sacculus liegt, und darum würde der sternförmige Körper der Cypriniden der Asteriscus sein müssen. Allein wir sehen von enormem Überwiegen des Sacculus über die Lagena an Verschiebungen bis zur völligen Umkehr des Verhältnisses vor sich gehen, so dass es gewagt scheint auf diese Lageverhältnisse viel Werth zu legen.

Entscheidend scheinen mir folgende zwei Momente zu sein: 1) der Kanal zwischen Vestibulum und Sacculus öffnet sich in den Sacculus selbst, nicht in die Lagena, 2) der Canalis sinus imparis der Cypriniden, Siluriden etc. verbindet beide Sacculi unter einander, nicht die Lagenae. Bei Plecostomus und anderen Panzerwelsen ist ein sehr breiter Sinus impar zwischen den beiden, den pfeilförmigen Körper enthaltenden Säckchen entwickelt, ohne Scheidung von Sinus und Seitenkanälen, und desshalb muss ich auch bei den Siluriden diesen Abschnitt als den Sacculus anerkennen.

<sup>1</sup> R. CANESTRINI, Osservazioni sull' apparato uditivo di alcuni pesci. Atti Soc. Venet. Trent. Padova. Vol. IX. p. 256—282. Taf. XII. Der Lapillus liegt bei allen Teleostiern stets im Vestibulum nahe den zwei vorderen Ampullen, über ihn kann nie ein Irrthum obwalten, wohl aber ist es schwierig die Verhältnisse des Sacculus und seiner Otolithen zwischen Physostomen und Acanthopterygiern in einer über Zweifel erhabenen Weise zu vergleichen. cf. auch KOKEN, l. c. p. 542.



Meine Untersuchungen lassen mich glauben, dass die Entwicklung eines langen *Canalis communicans* oder *Ductus utriculo-saccularis* bei einem Theile der Siluriden, bei allen Characiniden und auch einem Theile der Cypriniden, wie sie sonst bei Fischen fast nie wiederkehrt, einen sekundären Zustand repräsentirt, und dass mithin die Panzerwelse, denen derselbe noch abgeht, das primitive Verhalten repräsentiren. Dann muss aber auch für diese Gruppen von Physostomen die bei den Panzerwelsen so ausnehmend starke Entwicklung des Sinus impar eine archaische Eigenthümlichkeit sein, deren Rückbildung gleichen Schritt hält mit der Entwicklung des *Canalis communicans*. Es erhebt sich die Frage, ob überhaupt außer bei den eben genannten noch bei anderen Familien die Entwicklung eines Sinus impar vorkommt. Jedenfalls schließen sich Siluriden, Cypriniden, Characiniden im Baue des Gehörorgans und der Otolithen, in der Entwicklung der Gehörknöchelchen zwischen Schädel und Schwimmblase und der Entwicklung des unpaaren Sinus zwischen den beiden Sacculi aufs nächste an einander an zu einer großen natürlichen Gruppe von Süßwasserfischen, welche nahezu  $\frac{3}{4}$  der an Physostomen bekannten Arten in sich einschließen und wohl einen noch größeren Bruchtheil der Physostomen repräsentiren werden, wenn diese erst von den verkehrter Weise dahin gezogenen Familien befreit sein werden.

In der That erscheinen gegenwärtig die Physostomen nicht etwa als eine wohlbegründete einheitliche Ordnung, sondern als die Rumpelkammer, in welcher Alles zusammengepfercht ist, was anderswo nicht gut unterzubringen ist. Alle die Charaktere, auf welche hier diese Ordnung zusammengebracht ist, erweisen sich nicht als stichhaltig, am wenigsten natürlich das Verhalten der Flossenstrahlen, worauf ich nicht näher eingehe, da ja die Angelegenheit der Acanthopterygier und Malacopterygier keiner weiteren Erläuterung bedarf. Nur das möchte ich noch bemerken, dass man wohl zu wenig Werth hierbei auf die Lebensweise gelegt hat. Stacheln der Rückenflosse sind nur freischwimmenden Fischen nützlich, Aale, Muraenen, Symbranchiden, die im Schlamm und zwischen Gestein umherschleichen, bedürfen ihrer minder und können daher eben sowohl eine Rückbildung des Stachelapparates vertragen wie diejenige der Schwimmblase.

Die bauchständige oder brustständige Lage der Bauchflossen wird bei den Physostomen an und für sich nicht mehr Bedeutung haben als bei den Acanthopterygiern, als wesentlich kommt offenbar nur die Ausmündung der Schwimmblase in den Schlund durch einen offenen Luftgang in Betracht. Bedenkt man aber, dass dieser Luftgang ontogenetisch stets vorhanden ist, so ist schwer zu verstehen, wie seine

Persistenz oder Obliteration von so entscheidender Bedeutung sein soll. Thatsächlich kümmert man sich auch nicht viel um ihn und stellt sowohl Formen mit offenem Luftgang zu den Physostomen, als solche ohne Luftgang (*Scomberesocidae*) oder ohne Schwimmblase überhaupt.

Eine so künstliche Eintheilung kann offenbar nicht als ernstlicher Einwurf anerkannt werden, wenn andere Momente zu einer anderen Eintheilung drängen. Ein solcher Fall liegt vor in den *Cyprinodonten*, deren Gehör keinerlei nähere Beziehung zu den *Cypriniden* etc. darbietet, sondern zu den *Pharyngognathen*. Bezüglich des Anschlusses von *Girardinus* an die *Pharyngognathen* hinsichtlich der unteren Schlundknochen verweise ich auf das weiterhin im speciellen Theile Bemerkte. Hier möchte ich nur darauf hinweisen, dass GÜNTHER in seinem *Catalogue of fishes*, Vol. VI, p. 233 bemerkt, dass er Anfangs nicht die Absicht hatte, die *Scomberesociden* unter die *Physostomen* aufzunehmen, und dazu nur durch die nahen Beziehungen bestimmt wurde, welche sie zu den *Cyprinodonten* bieten. Wenn man mit mir letztere zu den *Acanthopterygiern*, und zwar den *Pharyngognathen* stellt, so verschwindet diese Schwierigkeit. Ich zweifle nicht daran, dass die Untersuchung des Gehörorgans GÜNTHER'S Ansicht bezüglich der nahen Verwandtschaft beider Familien bestätigen wird.

Ein weiterer hierher gehöriger Fall betrifft die Aale, die *Muraeniden* und *Symbranchiden*, vielleicht auch *Gymnotiden*. Ich verweise auf das im Folgenden Bemerkte. Da ich zum Theil nur über ungenügendes Untersuchungsmaterial verfügte, betrachte ich diese Ergebnisse nicht als abgeschlossen, sie enthalten aber sicher eine Ermunterung zur weiteren Verfolgung der Angelegenheit. Was schließlich mit dem typischen Grundstock der *Physostomen*, den *Siluriden*, *Cypriniden* und *Characiniden* sich verbinden, was davon abzweigen wird, betrachte ich als eine Frage, für deren Beantwortung die Untersuchung des Gehörorgans sehr wesentlich mit ins Gewicht fallen wird.

Man wird mir den Einwurf machen, dass eben so wie Gliederung der Flossenstrahlen, Luftgang der Schwimmblase etc. auch das Gehörorgan zu einer künstlichen Klassifikation führen werde. Dem gegenüber möchte ich darauf hinweisen, dass *Siluriden*, *Characiniden* und *Cypriniden* eine sehr große und sehr mannigfaltig organisirte Gruppe des Systems vorstellen, welche trotzdem eine so große Übereinstimmung im Bau der Otolithen aufweist, dass, wenigstens für die beiden ersten allein von mir studirten, eine sichere Trennung nach Familien und vollends nach Gattungen auf Grund der Otolithen nicht möglich ist. Ich komme gleich hierauf zurück, betone aber, dass dieser wunderbaren Übereinstimmung gegenüber viele andere zur Klassifi-

kation verwendeten Charaktere die größte Schwankung zeigen. So haben wir in dieser großen Gruppe Gattungen mit nackter, mit bepanzierter oder schuppentragender Haut, die Flossen erleiden die größten Schwankungen bis zum Schwunde von Fettflosse und Bauchflosse, die Schwimmblase ist vorhanden oder fehlt, eben so sind Barteln, Kiemenhaut etc. kurz überaus viele für die Scheidung der Gattungen und selbst Familien dienende Merkmale innerhalb dieser Gruppe den größten Schwankungen unterworfen. Wenn trotzdem die Verhältnisse des Gehörorgans und zumal auch der Otolithen so große Übereinstimmung darbieten, dass sie zur Scheidung nicht einmal der Familien hinreichen, so ist das doch sicher ein sehr schwerwiegendes Argument für die Bedeutung der Otolithen! Und das um so mehr, als es sich um eine sehr große, mehr als 1500 Arten umschließende Gruppe handelt, welche fast  $\frac{1}{5}$  aller bekannten Knochenfische in sich aufnimmt!

Wenn ich sagte, dass in dieser Gruppe die Otolithen nicht einmal zur Scheidung der Familien hinreichen, so bedarf das einiger einschränkender Bemerkungen. Die Otolithen der Cypriniden kenne ich nicht aus eigener Anschauung, nur nach der Abbildung jener des Karpfens. Innerhalb der Siluriden sowohl wie der Characiniden giebt es ausgeprägte Typen von Otolithen, welche wahrscheinlich eine Gattungsdiagnose zulassen. Ich verweise hier auf das über den Lapillus von Arius, die Sagitta von Plecostomus, den Asteriscus von Salminus etc. Bemerkte, aber daneben kommen dann auch einfache unscheinbare Formen vor, so dass ich weder für die Sagitta noch für den Asteriscus durchgreifende Unterschiede angeben könnte. Nur die Lapilli der Characiniden sind, so weit meine bisherigen Erfahrungen reichen, zu generischer Scheidung der Siluriden und Characiniden tauglich, doch kommen, wie schon bemerkt, bei Chromiden Lapillusformen vor, welche so sehr jenen der Panzerwelse gleichen, dass die Möglichkeit grober Irrthümer mir nicht ausgeschlossen scheint, wenn man nach einem derartigen Lapillus die Gattung bestimmen will. Möglicherweise tritt hier die mikroskopische Untersuchung des Schliffes ergänzend hinzu, im Allgemeinen aber glaube ich doch, dass die Erweiterung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete die Grenzen eher verwischen oder erweitern als einengen wird. Um so mehr Werth wird man darauf legen müssen, wenn sich zeigt, dass ganz verschiedenartige Typen von Otolithen innerhalb der Physostomen zur Vertretung kommen. So wenig ich daher der Meinung bin, die Otolithen zur wesentlichsten Grundlage der Klassifikation der Teleostier zu machen, so zweifle ich doch auch nicht, dass die Physostomen in ihrer dermaligen Zusammensetzung eine unnatürlich zusammengestellte Ordnung repräsentiren, und dass für die Ausscheidung



des Fremdartigen und die Zusammenfassung der näher verwandten Familien die Beachtung der aus den Otolithen sich ergebenden Anhaltspunkte nicht nur nützlich, sondern auch nothwendig sein wird.

Unter diesen Umständen kann ich auch nicht glauben, dass man paläontologischerseits dahin gelangen wird, jedes Mal mit Sicherheit die Familie<sup>1</sup> festzustellen, welcher ein fossiler Otolith, zumal der Acanthopterygier, zugehört. So sicher sich manche Familien, z. B. Gadiden, Sciaeniden u. A. an der Sagitta erkennen lassen, so ist doch unter den mit einfachem Ostium und wenig complicirtem Sulcus versehenen Formen zahlreicher Acanthopterygier und Pharyngognathen die Beschaffenheit des Sulcus acusticus zur Scheidung nach Familien wie mir scheint vielfach nicht ausreichend. Ich muss allerdings anerkennen, dass weder meine Erfahrungen, mit Ausnahme eben über Siluriden und Characiniden, noch die darüber in der Litteratur vorliegenden hinreichen, um hierüber jetzt schon ein sicheres Urtheil sich zu bilden.

Ein weiterer Punkt, über den ich meine Erfahrungen mitzutheilen habe, betrifft die Größe der Otolithen im Verhältnis zur Körpergröße. Man hat schon früher geltend gemacht, dass in dieser Hinsicht kein konstantes Verhältnis zu beobachten sei, und richtig ist es ohne Zweifel, dass ein und derselbe Otolith in verschiedenen Gruppen überaus stark an Größe und Gewicht variirt. Innerhalb der engeren Gruppen aber, wie bei den Characiniden z. B., dient die absolute Größe des Otolithen vollkommen als Maßstab für die Körpergröße. Als Anhaltspunkt mögen außer den weiterhin angegebenen Daten z. B. folgende dienen. Es beträgt die Länge und Breite des Lapillus in Millimeter bei

Tetragonopterus rutilus von	42 cm	2,5 mm	4,5 mm
Anostomus Knerii von	35 cm	4 mm	3 mm
Salminus maxillosus von	75 cm	7 mm	4,5 mm.

Das letztere Maß bezieht sich auf das größte mir vorgekommene Exemplar, dessen Gewicht wohl 40 kg dürfte überstiegen haben. Ein kleineres Exemplar von 5 kg Gewicht hatte den Lapillus nur wenig kleiner, 6:4,5 mm. Es bestätigt das somit auch die an anderen Arten gewonnene Erfahrung, wonach die Otolithen eine bestimmte für jede Art charakteristische Größe erreichen, welche sie auch an sehr großen Exemplaren nicht oder wenig überschreiten.

<sup>1</sup> Man wird finden, dass meine Ergebnisse ganz gut zu dem stimmen, was KOKEN anführt, l. c. p. 549, »man ist bis jetzt nur berechtigt zu sagen, wenn ein Otolith so und so aussieht, gehört er in die und die Gruppe, aber nicht umgekehrt: die Otolithen einer Familie oder Gattung müssen die und die Merkmale haben«. Trotzdem muss es unser Streben und Ziel sein, Familiendiagnosen der Otolithen für möglichst viele Familien zu ermitteln.

Im Anschluss hieran gebe ich noch folgende kleine Tabelle über Gewichte der Otolithen.

Species	Lapillus	Sagitta	Asteriscus	Körpergewicht
<i>Macrodon trahira</i> . . . .	0,03	0,006	0,13	2000 g
<i>Arius Commersonii</i> . . .	1,65	0,03	0,035	4000 g
<i>Micropogon undulatus</i> .	?	1,15	?	300 g

Das Gewicht des Lapillus beträgt somit bei *Arius*  $\frac{1}{2600}$ , bei *Macrodon*  $\frac{1}{66000}$  des Körpergewichtes. Das Gewicht der Sagitta ist bei *Macrodon* nur  $\frac{1}{330000}$ , bei *Arius*  $\frac{1}{130000}$ , aber bei *Micropogon*  $\frac{1}{261}$  des Körpergewichtes. Lapillus und Asteriscus von *Micropogon* konnte ich nicht wiegen, auch jene der anderen aufgeführten Arten vermochte ich zum Theil nur dadurch zu wiegen, dass ich mehrere gleich große Exemplare zusammen wog.

Angesichts so enormer relativer und absoluter Schwankungen in Größe und Gewicht der Otolithen ist die Beständigkeit, mit der sie innerhalb größerer Gruppen ihre Formverhältnisse und typischen Bau festhalten, um so auffallender. Wenn diese Beständigkeit so weit geht, dass nicht immer bei verschiedenen Familien, vielleicht sogar Unterordnungen sich sichere Kennzeichen zur Unterscheidung anführen lassen, so wäre es doch sehr verkehrt zu glauben, dass überhaupt die Arten eines Genus oder die Genera einer Familie alle identische Otolithen besäßen. Bei zwei Gattungen habe ich einander nahe stehende Arten hierauf verglichen. Bei zwei Arten von *Tetragonopterus* ließen sich die Lapilli an der Umrissform, und zumal der verschiedenartigen Einbuchtung des Vorderrandes unterscheiden, während ich für *Asteriscus* und *Sagitta* außer Stande bin eben solche Unterschiede zwischen diesen beiden Arten nachzuweisen. Sehr abweichend sind auch die Lapilli von *Pimelodus sapo* und *Pim. maculatus* (cf. Fig. 13 und 14), und auch die Asterisci nehmen an dieser specifischen Differenz Theil. Auch KOKEN (l. c. p. 275) führt ähnliche Beispiele von Differenz der Otolithenform bei nahestehenden Arten auf.

Beobachtungen wie diese scheinen mir sehr lehrreich hinsichtlich der Frage nach der Abänderung und Entstehung der Arten. Sie bestätigen das, was ich<sup>1</sup> schon vor mehr als 12 Jahren erörterte, dass für die Erklärung solcher anatomischer Variationen des Organismus die DARWIN'sche Selektionstheorie werthlos ist. Ohne Zweifel sind auch die Otolithen der Fische Körperteile von

<sup>1</sup> H. v. IHERING, Das periphere Nervensystem der Wirbelthiere. Leipzig 1878. p. VIII ff.

großer funktioneller Bedeutung, welche daher der »Zuchtwahl« so gut unterliegen könnten wie andere Organe, allein die Änderungen, welche sie von Art zu Art erleiden, sind so unwesentliche auf Rundung oder Einbuchtung, Zuspitzung oder Abstumpfung der Ränder oder Winkel etc. sich beziehende, dass es absurd wäre diese Änderungen auf Rechnung einer »natürlichen Zuchtwahl« zu setzen, welche ja doch nach der Meinung ihrer Vertheidiger nicht derartige untergeordnete Punkte, sondern solche Theile des Körpers betreffen soll, deren Abänderung den betreffenden Individuen eine Überlegenheit im Kampfe ums Dasein sichern soll.

Erfahrungen, wie die hier bezüglich der Otolithen erwähnten, macht man überall, wenn man eine Reihe nahestehender Arten nach ihren spezifischen und anatomischen Differenzen studirt. Nicht die Schale nur ändert z. B. bei Heliceen ab innerhalb der Gattung, sondern auch die Dentikel der Zungenzähne, die Leisten, Furchen etc. des Kiefers, der Genitalapparat, Länge des Flagellum etc., ja selbst die Form des Liebespfeiles — sammt und sonders Variationen, von denen auch der kühnste Schwärmer für Darwinismus nicht behaupten wollen wird, dass sie von solchem Vortheile für ihre Träger sein könnten, dass ihre Fixirung das Resultat der Zuchtwahl sein könne. In Wahrheit ändern nicht nur jene äußeren Charaktere ab, auf welche die Darwinisten so viel Werth legen, sondern der ganze Organismus, in einzelnen Theilen mehr, in anderen weniger, aber in der Hauptsache sind alle diese Änderungen gleichgültige Spielereien der Natur, und die Arten mit zwei oder drei Nebenzacken an den kleinen Randzähnen sind für ihre Nahrungsaufnahme nicht schlechter gestellt als jene mit vier oder fünf, jene mit Längsleisten am Liebespfeil nicht schlechter als jene, bei denen der Pfeil einen runden Stiel und zweischneidige Spitze hat. Selbst ein so vollkommener Apparat wie das Clausilium der Clausilien ändert mitsammt seinen Leisten und Falten von Art zu Art, und um stete Vervollkommnung handelt es sich dabei so wenig wie bei der Variation von Schloss und Schlüssel. Vollkommen ist jedes Schloss, welches der Schlüssel gut schließt, ob das mit Einschnitten, Zacken, Leisten etc. erreicht wird, ist gleichgültig. Vom Standpunkte des Darwinismus aus lassen diese Differenzen im Schließapparate sich so wenig erklären, wie die glänzenden Farbenflecke der Mitra, Conus u. a. Zierden unserer Sammlungen, welche im Leben von einer dicken undurchsichtigen Epidermis überkleidet sind.

Ich schließe diesen allgemeinen Theil, indem ich der Hoffnung Ausdruck gebe, dass die vorliegende Arbeit dazu beitragen möge, dass zoologischerseits dem Studium der Otolithen mehr Aufmerksamkeit



zugewendet werde als bisher, wo fast nur von den Paläontologen dem Gegenstande die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Obwohl schon CUVIER's Scharfblick die Verwerthbarkeit der Otolithen für systematisch-zoologische Zwecke nicht entging, so liegen doch bisher keinerlei werthvolle Arbeiten über den Gegenstand in der zoologischen Litteratur vor, denn zu den werthvollen Arbeiten kann man unmöglich solche rechnen, welche nur die Form der Otolithen beschreiben und abbilden, ohne den Sulcus acusticus genauer zu beschreiben, wie es die Arbeit von CANESTRINI und PARMIGIANI, Gli otoliti dei Pesci, 1883, gethan. Die sorgfältige Übersicht über alle einschlägige Litteratur, welche KOKEN (l. c. p. 503—543) gegeben, hat mich hier der Nothwendigkeit eines solchen historischen Rückblickes überhoben.

## II. Specieller Theil.

Im Folgenden werde ich zunächst die Characiniden und Siluriden behandeln, daran einen Vergleich der Otolithen beider anschließen und endlich die übrigen untersuchten Vertreter anderer Familien folgen lassen.

### Characiniden.

Von *Macrodon trahira* Bl. Schn. stellt Fig. 4 das Gehörorgan dar. Die halbkreisförmigen Kanäle sind fein und lang, der längste von ihnen ist der horizontale, dessen Ampulle wie immer am vorderen Ende des Utriculus liegt, und dessen hinteres Ende an die Ampulle des hinteren vertikalen Kanales angeheftet ist und sich zwischen ihr und der Kommissur, näher der letzteren inserirt. Die Kommissur der beiden vertikalen Kanäle ist von beträchtlicher Länge. Den größeren Theil des Utriculus bildet dessen Recessus, in welchem vorn der Lapillus liegt, wie auch aus der Zeichnung ersichtlich.

Am ventralen Umfange des Utriculus befindet sich in der hinteren Hälfte, ziemlich dem Ansätze der Kommissur gegenüber ein halbkugelförmiger Anhang des Utriculus, von welchem ein ca. 8 mm langer Kanal ausgeht, der sich nach abwärts zur Schädelbasis wendet, um da am Sacculus zu enden. Letzterer liegt zwar wie die Lagena in einer geräumigen Höhle der Schädelbasis, allein dieselbe ist nach oben hin nicht völlig abgeschlossen und in der Lücke, in der Öffnung eben in diese Höhle, liegen die vorderen Theile von Sacculus und Lagena frei zu Tage. Letztere beide sind von nahezu gleicher Länge, dünnhäutig. Der Sacculus, welcher bedeutend schmaler ist als die Lagena, ragt mit seinem vorderen Ende etwas weiter nach vorn vor. Man muss einen

Theil der Knochenlamelle, welche diesen Theil des Gehörorgans nach hinten hin überdeckt, wegpräpariren, um sie intakt herausnehmen zu können. Die Nervenstämme habe ich in die Zeichnung nicht eingetragen, um deren Übersichtlichkeit nicht zu verringern. Der Acusticus kommt von vorn und spaltet sich im Verlaufe nach hinten zum Gehörorgane in zwei Hauptstämme, von denen sich der eine, stärkere an die untere oder ventrale Seite des Utriculus begiebt, um nach Abgabe von Ästen an die Ampullen mit der Hauptmasse seiner Fasern am Recessus zu enden, entsprechend der Macula acustica des Lapillus, indessen der andere weiter nach unten und hinten ziehend sich in je einen Ast für Lagena und Sacculus spaltet. Der Sacculusnerv begiebt sich an die dorsale Seite des Sacculus, wo er entsprechend der Macula acustica der Sagitta endet, während der Nerv der Lagena sich an deren mediale Seite wendet.

Was nun die Gehörsteine betrifft, so ist, wie auch aus den Abbildungen Fig. 2 ersichtlich ist, die alle im Maßstabe von 3:4 gezeichnet sind, der Asteriscus am größten. Der Lapillus ist von nahezu ovaler Form, abgeflacht mit einer konkaven äußeren und einer konvexen unteren oder ventralen Fläche. Er hat einen tiefen Einschnitt am vorderen Rande, einen anderen am lateralen Rande. Von diesen beiden Einschnitten her zieht je eine kleine grubenförmige Vertiefung auf der dorsalen Fläche nach der Mitte hin, die unregelmäßig erhoben ist. Die ventrale Fläche ist ziemlich regelmäßig gewölbt, und zwar sowohl in der Richtung von vorn nach hinten als von einer Seite zur anderen. Die Macula acustica nimmt theils den vorderen Rand ein, indem sie an dessen lateralem Ende beginnt, theils den medialen Theil der Innenfläche (cf. Fig. 2 L). Als das Wesentlichere erscheint dabei der vordere Abschnitt, der einerseits zwischen zwei leistenförmigen Erhebungen den lateralen Theil des Vorderrandes einnimmt, andererseits gegen den medialen Theil hin sich auf die ventrale Fläche hinüberschlägt und dort eine stumpf dreieckige Bucht bildet. Dieser von der Macula acustica eingenommene Theil des Lapillus ist von bläulicher weißer Farbe, etwas glänzend und glatt. Ob die an ihn nach hinten sich anschließende, ähnlich beschaffene furchenartige Partie nahe am medialen Rande der Ventralseite wirklich noch mit zur Macula acustica gehört, habe ich nicht entscheiden können. Der vom Sulcus acusticus umschlossene Theil ist von rein weißer Farbe.

Der Asteriscus ist ein scheibenförmiger, 4,5—2 mm dicker Körper von 9 mm Höhe und nahezu eben so lang. Er steht vertikal. Der Rand ist überall fein gesägt oder gezackt, nur am vorderen Umfang ist er durch einen tiefen Einschnitt<sup>1</sup> unterbrochen, welcher zu dem auf

der medialen Fläche gelegenen Sulcus acusticus führt. Derselbe stellt eine breite, von aufgeworfenen Rändern umgebene Grube dar, deren hinteres Ende leicht nach der unteren ventralen Kante des Steines hin umgebogen ist. Während die untere Spitze des Spaltes am Vorderrande meist stumpf und breit ist, oft breiter mit senkrecht nach unten ziehendem Vorderrande als an dem hier abgebildeten Exemplare, steigt dagegen der Dorsalrand rascher und gleichmäßiger gegen den Einschnitt des Vorderrandes hinab. Die laterale Fläche ist glatt, ziemlich eben, nur gegen den Einschnitt hin etwas ansteigend, die mediale Fläche aber ist leicht gewölbt.

Die Sagitta ist ein zarter, 9 mm langer Körper von Federgestalt. Sein vorderes Ende ist breit, das hintere besteht in einem schmalen Stiel. Das federförmige Vorderende ist von einer gewölbten Lamelle gebildet, die eine konkave untere oder ventrale Fläche besitzt und eine gewölbte dorsale gegen die Schädelhöhle hin gerichtet. Auf der ventralen Fläche setzt sich der Stiel als breite geschwungene Leiste nach vorn hin fort, von dem nach der Mediane hin ein breites Blatt federförmig abtritt, indess auf der lateralen Seite nur ein schmaler Saum existirt. Auch über die dorsale Fläche setzt sich die Verlängerung des Stieles fort, wie es unsere Abbildung zeigt. Auch hier ist der breite stark gewölbte Theil der Fläche der gegen die Medianlinie hin sehende, während der schmalere laterale Theil gekräuselt oder geschwungen und zugleich etwas einwärts gekrümmt ist, so dass zwischen ihm und der ebenfalls leicht geschwungenen Leiste, welche eben die Fortsetzung des Stieles ist, eine tiefe Furche bleibt, welche in Verbindung wahrscheinlich mit einer unmittelbar vor ihr gelegenen Grube den Sulcus acusticus darstellt. Es ist diese dorsale Fläche, über welcher der betreffende Ast des Nervus acusticus endet. Der Sulcus acusticus setzt sich auf die laterale Fläche des bandförmigen Stieles fort.

Von *Leporinus obtusidens* Val., bei welcher Art nur der Lapillus etwas erheblicher in seiner Form von dem entsprechenden Otolithen von *Macrodon* abweicht, bilde ich aus eben diesem Grunde (cf. Fig. 4) lediglich den Lapillus ab. Derselbe ist 5 mm lang, 4 mm breit, 1,3 mm dick, hat eine ebene oder leicht konkave dorsale Fläche und eine konvexe ventrale. Das relativ sehr dicke Vordertheil geht ganz allmählich in das minder hohe Hintertheil über, welches seitlich nach außen, also lateral, einen mit zwei scharfen Ecken sich absetzenden,

<sup>1</sup> Ich werde diesen spaltförmigen Einschnitt Rima nennen, und die über ihm stehende, ihn dorsalwärts begrenzende Spitze Processus suprarimalis, die darunter stehende Processus infrarimalis nennen.



in einen scharfen Rand auslaufenden Fortsatz trägt. In dem dicken Vorderrande befindet sich am lateralen Ende beginnend die Furche des Sulcus acusticus, die sich weiterhin auf der ventralen Fläche des Steines nahe dessen medialem Rande noch ziemlich weit nach hinten hin fortsetzt. Da diese Randpartie ziemlich steil abfällt, so ließe sich darüber streiten, ob der Sulcus acusticus hier randständig oder flächenständig ventral verläuft.

Der Asteriscus ähnelt jenem von *Macrodon* und hat auch den Rand krenulirt. Von diesen Spitzen gehen zumal am hinteren Umfange rippenförmig erhobene Leisten auf der lateralen Fläche aus, welche im Centrum des Steines, wohin sie konvergiren, allmählich verstreichend enden. Der Einschnitt am Vorderrande ist tief, aber schmaler als bei *Macrodon*. Die untere denselben begrenzende Spitze ist durch einen tiefen Einschnitt gespalten, in einen den Einschnitt begrenzende schlanke lange Spitze und einen darunter und dahinter folgenden kürzeren zahnförmigen Fortsatz. Die Länge beträgt 5,5 mm. Die *Macula acustica* beginnt in der unteren Spitze des Einschnittes mit einer Leiste, welche weiterhin zu einer starken Lamelle wird, bogenförmig nach oben umbiegt, aber nicht bis zur vorderen Spitze reicht, sondern vorher endet, ohne durch eine Leiste in ihrer Verlängerung auch weiterhin angedeutet zu sein. Auch das glatte breite Feld, welches nach außen hin den Sulcus begleitet und Querstriche als feine Furchen trägt, endet an gleicher Stelle wie die Lamella des Sulcus plötzlich.

Die *Sagitta* ähnelt jener von *Macrodon*, ist aber schlanker. Sie ist 9 mm lang, wovon 6 mm auf das Vordertheil entfallen. An letzterem sind die federförmigen Seitentheile sehr schmal. Das Vorderende ist eben oder wenig gewölbt, ohne grubige Vertiefung, aber die *Crista acustica* spaltet sich auch hier nach vorn hin in zwei divergirende aber ganz niedrige Schenkel. Von den beiden Seitenflächen ist die mediale erheblich schmaler als bei *Macrodon* und in der Mitte aufgekrepelt, dorsalwärts aufgebogen, während die laterale in einen spitzen Dorn nach hinten hin endet. Auch diese Gehörsteine stammen von einem großen über 2 kg schweren Fische.

Bei *Prochilodus lineatus* Val. sind die allgemeinen Verhältnisse des Gehörorgans wie bei den bisher geschilderten anderen Gattungsvertretern der Characiniden. Das Vestibulum liegt in der Schädelhöhle, der Sacculus in der Schädelbasis in einer sehr geräumigen, nach oben etwas vorgewölbten, von einer dünnen Knochenlamelle gedeckten Höhle. Der Lapillus hat eine ebene glatte dorsale Fläche, welche etwas konkav erscheint in Folge einer von vorn nach hinten über die Mitte ziehenden, breiten, flachen Grube. Die ventrale Fläche ist gewölbt. Der Vorder-

rand zieht schräg nach hinten und außen, um im Bogen in den kurzen konkaven Außenrand überzugehen. Das Hintertheil ist schräg abgestutzt, gegen den Innenrand hin sich erweiternd. Der lange mediale oder innere Rand ist stark gebogen, konvex, nach vorn in eine scharfe Spitze endend. Am lateralen Ende des Vorderrandes beginnt die Grube des Sulcus acusticus, welche sich dann nach dem Innenrande zuwendet und auf die ventrale Fläche übertritt, um da in einer dreieckigen oder keilförmigen, spitz nach hinten auslaufenden Grube zu enden (cf. Fig. 3 L).

Der Asteriscus ist kaum von jenem der früher beschriebenen Characiniden verschieden. Der Dorsalrand fällt von einer mittleren Spitze aus nach beiden Seiten ab. Eine von dieser Spitze ausgehende flache Grube der Außenfläche erzeugt die Krümmung dieser glatten resp. unregelmäßig gekörnelten Fläche. Die Beschaffenheit der medialen Fläche mit dem tiefen Sulcus acusticus und den ihn umgebenden Leisten erläutert Fig. 3 A. Man sieht daraus auch, dass die Ränder krenulirt sind, und dass von den Zacken aus Leisten sich auf die gewölbte Sulcusfläche fortsetzen bis an die den Sulcus umgebenden Leisten. Sulcus und Fossa acustica enden wie bei *Leporinus*, jedoch etwas weiter nach vorn hin reichend. Die Lamella acustica hat einen inneren und äußeren Rand, wovon nur ersterer bis zur dorsalen Spitze des Einschnittes reicht, der andere aber vorher endet, wie auch die Fossa acustica.

Die Sagitta gleicht ebenfalls jenen von *Macrodon* etc., ist aber schlanker, mit schmalen Seitenflügeln des Vordertheiles. Der mediale Seitenflügel ist gewölbt, nach unten abfallend, nach hinten in eine feine Spitze auslaufend. Der laterale Seitenflügel steht fast vertikal mit nach oben gerichtetem freien Rande, und er ist außerdem von vorn nach hinten über die Fläche gewölbt. Neben ihm verläuft der von zwei feinen etwas geschwungenen Leisten eingefasste Sulcus acusticus, der sich nach hinten auf den kürzeren Stiel fortsetzt.

Bei *Anostomus Kneri* Steind. ähnelt der Lapillus jenem von *Leporinus*, nur ist jener keilförmige Fortsatz des Außenrandes, der dort so stark vorspringt, hier kürzer und dadurch weniger auffallend. Dadurch ist der ganze Stein viel gedrungener, auch ist er erheblich dick, nämlich 4,5 mm, bei 4 mm Länge und 3 mm Breite. Der dicke Vorderrand ist mit faltenförmigen Fortsätzen bedeckt, der Sulcus acusticus liegt nahe am medialen Rande, wo er sich ziemlich weit nach hinten erstreckt.

Bei dem Asteriscus sind auf beiden Seiten radiäre Leisten entwickelt, welche auf der lateralen Fläche bis gegen das Centrum hin, auf der anderen bis an den Sulcus acusticus hin ziehen. Der Vorder-

rand hat eine schlanke obere Spitze, während die andere in der Verlängerung des unteren Randes des Sulcus acusticus liegende basal tief eingeschnitten ist, so dass noch ein starker Zacken sich unter ihr befindet, dessen Spitze den Beginn des Ventralrandes bezeichnet. Sulcus acusticus wie bei *Leporinus*.

*Salminus maxillosus* Cuv. Val. Die Schädelhöhle ist sehr geräumig, viel Fettgewebe enthaltend. An einem getrocknet aufgefundenen Schädel stand der Lapillus 5 mm über dem Vorderende der Sagitta. Letztere ist mit ihrem Vorderende sichtbar in der breiten Öffnung, durch welche die Höhlung in der Schädelbasis, welche die zwei unteren Gehörsteine aufnimmt, mit der Schädelhöhle communicirt. Der Asteriscus aber wird erst sichtbar, nachdem man die Knochenlamelle weggenommen, welche die Höhle dorsalwärts abschließt.

An einem 5 Kilo schweren Exemplare war der Lapillus 6 mm lang, 4,5 mm breit, der Asteriscus 6,5 mm lang, 5 mm hoch. An einem offenbar größeren Exemplare, das trocken am Ufer der Lagoa dos Patos gefunden wurde, waren diese Maße 7 mm resp. 4,5 mm für den Lapillus und 7 mm und 6 mm für den Asteriscus. Um 4 mm größer war die Sagitta bei einem enormen Exemplare, das trocken 75 cm Länge hatte excl. Caudale.

Der Lapillus ist ziemlich dick (2 mm an dem größeren Exemplare). Er ist in der Form jenem von *Tetragonopterus* ähnlich, nur mit dem Unterschiede, dass am Vorderrande die mediale Ecke in einen ziemlich spitzen Zacken ausgezogen ist. Die mehr ebene dorsale Fläche hat einige unregelmäßig laufende Längsfurchen und Wülste. Der vordere Rand und die vordere Hälfte des Außenrandes sind ziemlich dick, die übrigen Ränder mehr zugespitzt. Auf der gewölbten Ventralfläche fällt ein stärker vorragendes sehr glattes und glänzend milchweißes Feld auf, welches vom Außenrand bis gegen den Sulcus acusticus hin vorspringt. Der hintere und mediale Theil des Steines sind mehr transparent, farblos. Der schräg von außen und vorn nach hinten laufende hintere Theil des Außenrandes erscheint wie ein besonderer etwas abgesetzter beilförmiger Theil. Der Sulcus acusticus bildet eine schmale dreieckige Grube auf der ventralen Fläche zwischen dem medialen Rande und dem weißen Hügel. Die kurze Seite des gleichschenkeligen Dreiecks dieses Sulcus liegt am Vorderrande, auf dessen laterale Hälfte sie sich mit einem schmalen Ausläufer fortsetzt.

Der Asteriscus ist auf der ziemlich ebenen lateralen Fläche nahezu glatt, nur am Rande finden sich feine radiäre Rippen, welche an den feinen Zacken des Hinterrandes beginnen. Der untere Theil des Hinterrandes, sowie der obere und untere Rand sind nahezu glatt. Der



Ausschnitt des Vorderrandes wird von zwei einfachen kurzen plumpen Fortsätzen begrenzt und ist von hinten her fast ganz ausgefüllt, also sehr klein. Der Sulcus acusticus beginnt mit einer starken erhabenen Lamelle am Processus infrarimalis. Diese Lamella acustica beschreibt in der Mitte des Gehörsteines einen nach oben offenen Bogen, wendet sich dann nach oben, dreht im rechten Winkel nach vorn hin um und endet dann plötzlich. Eine feine aber nicht damit zusammenhängende Leiste bildet gewissermaßen die Fortsetzung nach vorn hin. Der hintere aufsteigende Ast der Lamelle ist durch eine Rinne in der Mitte längsgetheilt, d. h. parallel den Rändern. Nach außen von der Lamella acustica liegt eine ziemlich breite Furche, die Fossa acustica. Sie endet, nachdem sie nach außen von der Lamella acustica gelegen, diese stetig begleitet hat, an deren oberem Ende mit einer kolbigen Anschwellung (cf. Fig. 5).

Die 11 mm lange Sagitta ist ein feiner federförmiger Körper, über den im Vergleich zu den übrigen Characiniden wenig zu bemerken ist. Auf seiner dorsalen Fläche ist nur die stärkere der beiden Lamellen des Sulcus acusticus wohl entwickelt, die andere feinere ist mit der vertikal stehenden medialen Wandung des Vordertheiles verschmolzen. Das Vordertheil ist nur 2 mm breit, der Stiel 3 mm lang.

Der »Dourado« (= *Salminus maxillosus*) repräsentirt in Rio Grande do Sul den größten und schwersten Characiniden. Ich selbst habe zwar Exemplare von mehr als 5 kg Gewicht nicht besessen, wohl aber mehrfach Köpfe von erheblich größeren Thieren. Von einem derselben stammen die oben besprochenen Otolithen, und trotz der erheblichen Größe war das Gewicht des Lapillus nur 0,05 g, das des Asteriscus genau eben so viel. Unter den hiesigen Characiniden giebt es keinen, dessen Lapillus größer und schwerer würde als jener des Dourado, wogegen bei *Macrodon trahira* der Asteriscus größer und schwerer (bis 0,43 g) wird.

*Tetragonopterus rutilus* Jen. Der Lapillus ist bei einem 12,4 cm langen (excl. C.) Exemplare 2,5 mm lang, bei 1,5 mm Breite. Er gleicht in Form am meisten jenem von *Prochilodus*, nur ist der Sulcus acusticus etwas abweichend, auch der Vorderrand mehr gerade, in der Mitte leicht eingeschnitten. Der randständige Theil des Sulcus acusticus am Vorderrande des Lapillus ist bei Ansicht von der Ventralfläche aus zu sehen, der auf die Ventralfläche umbiegende keilförmige Abschnitt reicht bis zur Mitte des Steines. Von ihm aus nach außen gegen den kurzen konkaven Lateralrand ist der Lapillus dicker und klar weiß, undurchsichtig, während die hintere und mediale Randpartie transparent bläulich weiß ist. Diese weiße Partie, welche

zugleich verdickt ist, entspricht somit nach Lage und Beziehung zum Sulcus acusticus dem Dens von *Pimelodus* u. a. Siluriden (cf. Fig. 6 L).

Der *Asteriscus* ist 3 mm lang und etwa eben so hoch. Sein Rand ist wenig gezähnt, resp. die einzelnen Zahnspitzen stehen weit von einander. Näheres ergibt Fig. 6 A. Ich mache jedoch besonders darauf aufmerksam, wie sehr spitz der Sulcus acusticus in seinem unteren umgebogenen Ende zuläuft. Die *Lamella acustica* setzt sich dorsalwärts bis auf den *Processus suprarimalis* fort, auch die *Fossa acustica* sendet zu seiner Begleitung, nachdem sie stark angeschwollen, einen schmalen Streifen nach vorn hin.

Die *Sagitta* ist auch jener von *Prochilodus* ähnlich. Die beiden Lamellen der Dorsalfläche sind typisch entwickelt, jene der Ventralfläche ist einfach, nach hinten in eine knopfförmige Verdickung angeschwollen.

In den eben angeführten Momenten, welche *Tetragonopterus* charakterisiren, schließt sich *Xiphorhamphus hepsetus* Jen. aufs engste an. Auch bei ihm zeichnet sich der *Lapillus* durch starke Zusammendrängung der Theile aus, ist relativ dick, gedrunken und mit Furche des Sulcus acusticus auf dem Vorderrande so versehen, dass man dieselbe beim Anblick der Ventralfläche gleich gewahrt. Die Form ist zwar im Allgemeinen die gleiche, allein die Kontouren des lateralen Randes sind andere, auch ist der Vorderrand bedeutend länger, seine Einbuchtung in der Mitte daher weiter und tiefer. Es sind das geringe Unterschiede, die zwar zur Unterscheidung hinreichen, allein nicht gestatten eine Differentialdiagnose für die betreffenden Genera aufzustellen. Eben so steht es mit dem *Asteriscus*. Er hat hier mehr Zacken, und diese Randzähne sind bedeutend stärker, sind auch an dem Ventralrande wohl entwickelt. Auch in den Kontouren des Sulcus acusticus finden sich einige leichte Differenzen, doch ist die ventrale Zuspitzung desselben die gleiche, und diese Form des Sulcus acusticus stellt *Tetragonopterus* und *Xiphorhamphus* näher unter einander zusammen innerhalb der Characiniden.

*Tetragonopterus maculatus* L. ist kaum von der oben erwähnten Species des gleichen Genus verschieden. Nur der *Lapillus* zeigt leichte Unterschiede in den Kontouren. Er ist kürzer, gedrungener mit breiterem und fast ganz geradem, kaum ein wenig, ganz flach eingeschnittenem Vorderrande.

Bei *Tetragonopterus* wie bei *Xiphorhamphus* zieht die *Fossa acustica* rings um den Sulcus herum, auch an der Dorsalseite bis nahe an den Ausschnitt. Ob sie da den *Processus superior* noch begleitet, ist nicht sicher zu entscheiden. Es findet sich da eine glattere, aber

zum Theil mit Grübchen versehene Fläche in der Verlängerung der Fossa, die wahrscheinlich noch zu ihr gehört.

Innerhalb der Characiniden treffen wir somit wenige, aber doch einzelne bemerkenswerthe Differenzen im Bau der Otolithen.

Der Lapillus von *Leporinus* mit dem stark vorspringenden beilförmigen Fortsatze des Außenrandes ist in seiner Form recht verschieden von jenen der *Tetragonopteren* u. a. Gattungen. Ihm am nächsten schließen sich *Anostomus* und *Trochilodus* an, doch bilden diese Gattungen, bei denen jener Fortsatz minder gut abgesetzt ist, einen so allmählichen Übergang nach den anderen erwähnten Formen hin, dass man sich von dem Lapillus für etwaige generische Bestimmung der fossilen Characiniden-Otolithen nicht zu viel versprechen darf.

Wichtiger ist der *Asteriscus*. Während die *Sagitta* keinerlei Anhaltspunkte zur Scheidung verschiedener Typen oder Gattungen darbietet, haben wir im Baue des *Asteriscus* eine ganze Reihe derartiger Momente kennen gelernt. Zunächst die Zuspitzung des unteren ventralen Bogenstückes des *Sulcus acusticus*, welche ich außer bei einigen Characiniden sonst nicht weiter beobachtet habe. Sie ist am ausgeprägtesten bei *Tetragonopterus* und *Xiphorhamphus*.

Während bei den anderen *Physostomen*, und selbst bei *Acanthopterygiern*, so weit ich von ihnen ähnliche *Asterisci* kenne, der *Sulcus acusticus* eine einfache Schlinge oder Hufeisenform bildet, haben wir hier bei Characiniden eine ganze Reihe von Gattungen kennen gelernt, in welchen der dorsale Schenkel des Hufeisens abgebrochen ist, d. h. nach vorn hin nicht bis zum Einschnitte des Vorderrandes, resp. dem *Processus suprarimalis* reicht. So bei *Leporinus*, *Anostomus* und *Trochilodus*, und im höchsten Grade der Entwicklung bei *Salminus*. Dem entsprechend endet denn auch die *Fossa acustica* vorher. Eine Art Zwischenstufe bildet *Trochilodus*, indem die *Lamella acustica* mit dem unteren Theile ganz bis vorn hin reicht, ihre obere Leiste aber vorher endet, immerhin aber weiter reicht als die *Fossa acustica*.

Bedenkt man, dass diese eigenthümliche S-förmige Biegung des *Sulcus acusticus* außer bei einigen Characiniden noch nicht weiter beobachtet wurde, dass aber die hufeisenförmige Anordnung des *Sulcus* wie bei *Tetragonopterus* auch bei *Siluriden* und vielen anderen Familien selbst der *Acanthopterygier* sich wieder findet, so wird man wohl kaum irren, wenn man die vollständige Entwicklung, also die hufeisenförmige Gestalt des *Sulcus acusticus* auch für die Characiniden als das Ursprüngliche ansieht. Es würde die Zurückziehung der *Fossa* und des *Sulcus acusticus* vom *Processus suprarimalis* daher eine innerhalb der Characiniden auftretende Eigenthümlichkeit sein.



Das primitive Verhalten finden wir vor Allem bei *Tetragonopterus* und *Xiphorhamphus*, zwei Gattungen, die sich im Gehörorgane viel inniger an einander anschließen, als letztere Gattung an das in ihre Nähe gestellte Genus *Salminus*, welches man danach sich versucht fühlt in der Nähe der gleichfalls der Gaumenzähne entbehrenden *Anastomatini* zu bringen. Erst weitere, auch andere Organe in den Kreis der Betrachtungen ziehende Untersuchungen werden entscheiden können, ob diesen Verhältnissen des *Sulcus acusticus* eine Bedeutung auch in systematischer Hinsicht beizumessen ist, oder ob etwa der Process der Verkürzung des *Sulcus* in verschiedenen Gruppen der *Characiniden* unabhängig sich wiederholt.

Auffallend ist jedenfalls, dass das primitive Verhalten des *Sulcus acusticus* des *Asteriscus* gerade bei den Gattungen am ausgeprägtesten sich findet, welche in Bezug auf Körpergröße die niederste Stufe einnehmen, und die Stammformen der *Characiniden* als kleine Fische von 20 cm Länge und darunter zu vermuthen uns nahe legen.

### Siluriden.

Das Gehörorgan von *Arius Commersonii* Lac. ist in Fig. 9 abgebildet. Das Vestibulum ist hier ein enormer, in seinem unteren Theil stark schwarz gefleckter oder punktirter Sack, welchen der große Lapillus ganz ausfüllt, während er bei den *Characiniden* nur einen Theil des *Recessus utriculi* erfüllt. An diesem Sack gewahrt man vorn wie gewöhnlich die beiden vorderen Ampullen, welche durch einen weiten Zwischenraum von der hinteren Ampulle getrennt sind. Die nahe bei letzterer sich öffnende Kommissur der beiden vertikalen halb-zirkelförmigen Kanäle ist kurz. Der horizontale halbkreisförmige Kanal ist kurz, liegt dem äußeren Umfange des Vestibulum auf. Ventral setzt sich das Vestibulum in seiner hinteren Hälfte in einen trichterförmigen Sack fort, aus dem der kurze Verbindungskanal zum *Sacculus* entspringt. Dieser letztere Theil des Gehörorgans liegt in einer Höhle der Schädelbasis, welche von einer feinen Knochenlamelle bedeckt wird, aber in ihrem vordersten Abschnitte frei mit der Schädelhöhle communicirt. In diesem vorderen Abschnitte, in welchen der *Canalis communicans* und der *Nervus acusticus* eintreten, liegt die dorsale Fläche des *Sacculus* frei gegen die Schädelhöhle, und zwar sein vorderes Drittel oder Viertel.

Die Gehörsteine habe ich zunächst in Fig. 10 in natürlicher Größe, dann in Fig. 11 vergrößert dargestellt, wobei jedoch der Lapillus nur zweifach, die übrigen dreimal vergrößert sind.

Der Lapillus ist von beträchtlicher Größe. Das gezeichnete Exemplar

hat eine Länge von 18 mm und ist 12 mm breit und 7 mm dick. Beide Flächen, die dorsale wie die ventrale sind gewölbt, aber die ventrale stärker und ganz gleichmäßig. Die dorsale Fläche hingegen ist nur wenig und unregelmäßig gewölbt und hat auf ihrer Mitte, resp. ein wenig nach außen davon, eine flache breite Längsfurche. In der Mitte dieser Fläche befindet sich eine etwas erhöhte Platte, von der aus eine breite gewölbte Leiste nach vorn zieht zu der ganz vorn medial gelegenen Spitze, während drei feinere, in eine scharfe Leiste erhobene Rippen von der Mittelplatte gegen den medialen Rand hinziehen, dazu auch Andeutungen weiterer schwächerer etwas hinter ihnen. Von der vorderen Spitze aus geht der mediale Rand nur schwach gebogen, fast geradlinig nach hinten, wo er bogenförmig in den Außenrand übergeht. Der Vorderrand läuft schräg nach außen und hinten, in einer deutlich abgesetzten aber abgerundeten Ecke geht er in den stark gebogenen Außenrand über. Die völlig glatte gleichmäßig gewölbte ventrale Fläche lässt zwei nur in der Färbung verschiedene Partien erkennen. Während nämlich die Hauptmasse des Steines rein weiß von Farbe ist, befindet sich am medialen Rande eine 2 mm breite Randzone, welche farblos, leicht bläulich, etwas durchsichtig ist wie Glas. Diese durchsichtige Randzone beginnt am spitzen Hinterende des Steines, schwillt in der Mitte zackenförmig an und wird dann nach vorn hin undeutlicher.

Der Sulcus acusticus liegt randständig. Er nimmt den Außenrand als nahezu 2 mm breiter glatter ebener Streifen ein, welcher in seiner Hauptmasse glasartig erscheint mit einem schmalen weißen Saum an der Grenze der Ventralfläche. Das hintere Ende des Sulcus bezeichnet scharf die Längsfurche der dorsalen Fläche, resp. deren keilförmiges Ende am zugeschärften Hinterende. Nach vorn hin setzt sich der Sulcus auf den Vorderrand fort und greift, an den spitzen Zacken am Vorderende angelangt, noch etwas auf deren Basis und die angrenzende Ventralfläche über. Über dem Sulcus liegt im Vestibulum eine flockige gallertartige Masse, zwischen ihm und der Macula acustica. Der obere Ast des Nervus acusticus kommt von vorn und innen gegen das Vestibulum hin, an dem er Äste an jede Ampulle abgibt, welche an derselben eine Schlinge um deren Basis bilden und zieht dann an der ventralen Fläche des Vestibulum hin, in zahlreiche Äste sich auflösend, gegen deren lateralen Umfang hin, wo er die Macula acustica bildet. Ich komme hierauf weiter unten zurück bei *Pimelodus sapo*.

Der Asteriscus ist ein flacher, vertikal stehender Körper, dessen äußere laterale Fläche ganz glatt und glänzend und ziemlich eben ist, während die mediale den sehr breiten Sulcus acusticus trägt. Die Randpartie ist dünn, bläulichweiß durchsichtig, mit einfachem, zugeschärftem,

nicht gekerbtem Rande. An der Vorderseite ist der Außenrand unterbrochen durch einen weiten tiefen Einschnitt, das Ende des Sulcus acusticus. Die obere Spitze desselben ist stumpf, wenig abgesetzt, die untere zugespitzt und in der Regel durch einen kleinen schmalen Einschnitt in zwei Spitzen gespalten. Der Sulcus acusticus, dessen hinteres sackförmiges Ende nach abwärts gebeugt ist, gegen den Ventralrand hin, wird von einer zumal in der oberen Begrenzung sehr breiten Lamelle gebildet. Die Maße sind: Länge 5,5 mm, Höhe 5 mm, Durchmesser 4,5 mm.

Die Sagitta ist ein fadenförmiger, feiner aber langer Körper, 14,5 mm lang, 3,5 mm breit. Bei Ansicht von der gewölbten Ventralfläche (Fig. 40 S) unterscheidet man an ihm einen breiten, nach vorn in eine solide zapfenartige Spitze ausgehenden Vordertheil und ein stielförmiges, breites aber flaches, in der Mitte ausgehöhlttes Hinterende. Der höhere Rand des Stielenendes setzt sich im Bogen über den Vordertheil fort bis zur Spitze, auf diese Weise eine breite federförmige oder flügelartige gewölbte Fläche begrenzend. Die andere Kante des Stieles setzt sich auf der entgegengesetzten dorsalen Fläche nach vorn hin in eine nach ihrem freien, etwas gekräuselten Rande hin angeschwollene Lamelle fort, welche sich auf eine Strecke hin theilt. Die feine sich abzweigende Lamelle vereinigt sich nach vorn hin wieder mit der anderen in eine vertikal stehende feine Leiste, die an der soliden Spitze des Vorderendes endet. Zwischen die Falten dieser Lamellen, deren Anordnung Fig. 41 S zeigt, erstreckt sich die Macula acustica. Das Stielende ist gedreht, indem es Anfangs vertikal, später gegen die Spitze hin fast horizontal steht und zugleich leicht aufwärts gekrümmt ist.

*Pimelodus sapo* Val. unterscheidet sich in der Sagitta wenig, um so mehr aber im Lapillus von *Arius*. Auch das häutige Labyrinth zeigt Unterschiede. Das Vestibulum ist kleiner, daher die halbkreisförmigen Kanäle relativ viel länger erscheinen, auch füllt der Lapillus bei Weitem nicht das Vestibulum aus. Im Übrigen ist die Anordnung die gleiche wie bei *Arius*.

Der Asteriscus ist zwar kleiner als der Lapillus, aber doch nicht so außerordentlich viel kleiner wie bei *Arius*. Die Form ist zwar wesentlich die gleiche wie bei *Arius*, allein die Proportionen sind andere; so ist zumal die Höhe (5 mm) beträchtlicher als die 4 mm betragende Länge, und der obere Theil des Vorderendes springt stärker vor, bedeutend weiter nach vorn als das übrigens auch etwas gespaltene untere Endtheil des Sulcus acusticus.

Der Lapillus (Fig. 43), welcher zu dem oben beschriebenen Asteriscus gehörte, maß: Länge 7 mm, Höhe 4,5 mm, Diameter 2 mm. An



einem Exemplar von 1800 g Gewicht waren die betreffenden Maße des Lapillus 8—5—2 mm. Die dorsale Fläche ist eben, glatt, der Rand ringsum zugeschärft, aber am äußeren Umfange mit einem breiten und ziemlich tiefen Einschnitte versehen, dessen beide Begrenzungssecken scharfe spitze Zacken darstellen. Durch den Einschnitt gewahrt man in der Tiefe die Umrisse des im Folgenden als Dens zu beschreibenden Theiles der Ventralfläche. Der Umriss des Steines ist nahezu viereckig. Derselbe liegt so, dass der Vorderrand etwas nach außen sieht, der gerade mediale Rand von vorn und außen nach hinten und innen zieht und dadurch das Hinterende, in welchem Außen- und Hinterrand in spitzem Winkel zusammenstoßen, am meisten nach innen gegen die Medianlinie gerichtet ist.

Auf der bläulichweißen, etwas gewölbten Ventralfläche des Lapillus befindet sich eine milchweiße erhabene Figur, annähernd in Form eines A oder W. Die Hauptmasse dieses Theiles bildet der hügelförmige, gegen den Außenrand gerichtete Dens, derselbe setzt sich nach hinten hin in einen kurzen, leicht gebogenen, über die Fläche erhaben vorstehenden Schenkel fort, eben so nach vorn hin, doch ist der vordere Schenkel länger und in Form einer breiten, der Unterlage angehefteten Lamelle entwickelt. Der freie äußere Rand derselben läuft dem Vorderende des Lapillus parallel. Die Fläche selbst dieses vorderen Schenkels ist glatt; sie fällt gegen den Dens hin, eine tiefe Grube bildend, deren Fortsetzung nach außen hin sich über die dorsale Fläche des Dens fortsetzt. Diese so von dem Dens und seinem vorderen Ausläufer begrenzte Grube ist der Sulcus acusticus, der somit theils randständig auf der lateralen Kante, theils und zwar seiner Hauptmasse nach auf der ventralen Fläche liegt.

Es ist interessant, diesen Lapillus mit dem so erheblich verschiedenen von Arius zu vergleichen. Bei Arius ist die dorsale Seite des Lapillus, wie früher erwähnt, durch eine Längsfläche in zwei in Skulptur erheblich verschiedene Theile getheilt. Der laterale Theil ist glatt ohne Skulptur, leicht gekörnelt, der höher gelegene größere Innentheil hat außer den schon erwähnten radiären Leisten auch konzentrische Furchen zwischen Mittelplatte und Innenwand. Eben diese Furchen hat auch die dorsale Fläche des Lapillus bei Pimelodus sapo und der Vergleich ergibt somit, dass der Lateraltheil bei Arius nichts Anderes ist als der sehr vergrößerte Dens. Daher erklärt es sich auch, dass die Ausbreitung des Sulcus acusticus eine so bedeutende ist. In Folge der starken Entwicklung des Dens und des auf ihm liegenden Sulcus acusticus ist der vorderste auf der Ventralfläche gelegene Theil des Sulcus bei Arius viel weniger entwickelt als bei Pimelodus. Auch die Farben-

unterschiede auf der ventralen Fläche des Arius-Lapillus erklären sich aus den bei *Pimelodus* bestehenden Verhältnissen, wo ja ebenfalls der mediale Randtheil glasig transparent, der Dens opak, weiß ist.

Außer der eben besprochenen Art habe ich noch eine zweite Art der Gattung *Pimelodus* untersucht, *P. maculatus* Lac. So übereinstimmend auch der allgemeine Bau der Otolithen bei beiden Arten ist, so bestehen doch in den untergeordneten Momenten der Gesamtform und Proportion so erhebliche Unterschiede, dass man aus einem solchen Steinchen leicht die Species, der er angehörte, bestimmen kann. Der Lapillus wird 4—5 mm lang; sein vorderes Ende ist zugespitzt, indem der mediale Rand schräg nach der am Außenrand befindlichen Vorder Spitze hinzieht, so dass dieses ganze vordere Ende viel schmaler ist als bei *P. sapo*. Auch das Hinterende ist verschieden. Der Außenrand schließt sich ziemlich gleichmäßig an den nur wenig darüber vorragenden Dens an, der Hinterrand ist geradlinig, schräg gegen die scharf vorstehende Spitze hinlaufend, in welcher Hinter- und Innenrand zusammenstoßen.

Während der Asteriscus bei *P. sapo* höher als lang ist, mit bedeutendem Überwiegen des oberhalb des Einschnittes gelegenen Theiles, ist er bei *P. maculatus* fast gleichmäßig rund mit kleinem Einschnitte des Vorderrandes und nahezu gleichmäßiger Entwicklung beider, den Einschnitt begrenzenden Zacken. Auch der Sulcus acusticus nimmt an dieser gleichmäßigen Rundung entsprechend Theil.

Ich habe noch manche andere Siluriden untersucht, finde jedoch keinen Grund zu einer genaueren Beschreibung und erwähne daher nur das Wesentlichere.

Den *Pimelodus*arten schließt sich sehr nahe an ein von mir für eine sp. n. von *Piramutana* gehaltener Fisch. Der Lapillus zeichnet sich durch etwas beträchtlicheren Diameter aus. Das Vorderende ist minder schlank wie bei *Pimelodus maculatus*, das Hinterende gerade quer abgestutzt. Der hintere Schenkel des Dens ist breit und kurz, wenig erhaben, wie es ähnlich auch schon *Pimelodus maculatus* zeigt.

*Loricaria anus* Val. schließt sich noch ganz den bisher besprochenen Arten an, namentlich auch darin, dass nicht die sämtlichen Theile des Gehörorgans bei einander in der Schädelhöhle frei liegen, vielmehr nur das Vestibulum frei in der Schädelhöhle liegt, die beiden anderen Abschnitte mit ihren Gehörsteinen auf die Schädelbasis gerückt sind. Der Lapillus eines (excl. C.) 375 mm langen Exemplares maß nur 3 mm in der Länge. Die Form ist ähnlich wie bei *Pimelodus maculatus*, nur der Dens ist viel größer, auch reicht er nach innen fast bis an den medialen Rand, wo er nach vorn den Schenkel zur

Begrenzung des Sulcus acusticus abgiebt, indess der hintere Schenkel ganz kurz und plump ist und ohne deutliche Grenze in die umgebenden Theile übergeht. Der freie laterale Rand des Dens ist zugeshärft, er konvergirt nach hinten gegen den Außenrand des Lapillus, mit dem er zusammenstößt und verschmilzt. Ob diese geringfügigen Differenzen bei Ausdehnung der Untersuchung auf zahlreiche Arten sich als so konstant erweisen sollten, dass sie zu generischer Scheidung der Formen Anhalt bieten, möchte ich bezweifeln, da ja die Differenz zwischen *Pimelodus maculatus* und *Loricaria* kaum erheblich größer ist als jene zwischen *Pimelodus sapo* und *Pimelodus maculatus*. Die halbkreisförmigen Kanäle sind bei *Loricaria* recht lang.

*Plecostomus Commersonii* Lac. Das Gehörorgan liegt seitlich des Gehirns in der Schädelhöhle frei, so zwar, dass der Sacculus nebst der ihm anhängenden Lagena unter dem Vestibulum liegen, auf der Schädelbasis, aber nicht in ihr. Die halbkreisförmigen Kanäle sind ziemlich lang, eben so das Vestibulum, in dessen vorderem Abschnitte der kleine Lapillus liegt. Eine breite Kommunikation zwischen den beiden Sacculi repräsentirt den Sinus impar.

Der Lapillus misst an großen Exemplaren 4,5—5 mm, er ist im Allgemeinen jenem von *Pimelodus* ähnlich, nur relativ höher. Der Dens ragt weit über den Außenrand vor. Das Hinterende ist abgestutzt, der mediale Rand bogenförmig, das Vorderende zugespitzt (cf. Fig. 12 L).

Der Asteriscus ist etwas höher als lang, am unteren Ende zugespitzt, die Form im Übrigen aus Fig. 12 A ersichtlich.

Die Sagitta (Fig. 12 S) zeigt zwar auch den bei den anderen Siluriden bekannten Typus, aber ihr Vordertheil ist sehr verbreitert. Sie ist etwas über 5 mm lang. Der sehr breite Vordertheil trägt auf der Dorsalseite den bekannten, von zwei Leisten eingefassten Sulcus acusticus. Der Vorderrand ist dreizackig, zwischen den Zacken ausgeschnitten. Bei einem anderen Exemplare war der Vorderrand schmaler, indem der dorsale mehr schräg nach hinten verlief.

*Otocinclus* sp. n. schließt sich sehr eng an *Plecostomus* an. Der geringen Körpergröße entsprechend, beträgt die Länge des Lapillus nur 0,6 mm, des Asteriscus 0,4 mm, der Sagitta 0,7 mm. Ersterer ist mehr rund mit sehr großem Dens, also fast jenem von *Acara faceta* ähnlich. Der Asteriscus ist mehr oval, ohrförmig, mit ziemlich kreisrundem Sulcus. An der Sagitta ist der Vordertheil schmaler, so dass die Seitenflügel sich besser, wenn auch bauchig gegen das Mittelstück absetzen. Der Sulcus acusticus wie bei *Plecostomus*.

Bei *Chaetostomus cirrhosus* Val. liegen auch Sacculus und



Lagena der Schädelbasis auf, allein zwischen ihnen und dem Vestibulum ist bereits ein kurzer Canalis communicans entwickelt. Es fand sich ein breites Verbindungsband von einem Sacculus zum anderen, der Sinus impar. Ich hatte nur alte, lang und ungenügend konservirte Exemplare dieser Species zur Verfügung, in Folge welches Umstandes auch die Gehörsteine aufgelöst waren. Es ist eben bei kleineren länger konservirten Fischen, bei denen also die Schädelhöhle nicht frei gelegt wurde, immer ein missliches Ding um die Untersuchung des Gehörorgans.

Wenn wir nun auf Grund der vorliegenden Beobachtungen die Otolithen der Characiniden und Siluriden vergleichen, so ergeben sich uns folgende Resultate.

Der Lapillus dient, so weit die bisherigen Erfahrungen reichen, am besten zur Unterscheidung. Er besteht bei den Siluriden aus einer mehr oder minder transparenten Lamina, deren Außenrand eingeschnitten ist und in welchen Ausschnitt eine hügelartige durch lebhaft weiße Farbe auffallende Partie, der Dens, hineinragt, welche der ventralen Fläche angehört. Nur bei Arius, so weit bisher meine Erfahrungen reichen, verschmelzt der Dens vollkommen mit der Lamina, bleibt aber an der weißen Farbe noch kenntlich. Der Sulcus acusticus liegt rings um den Rand des Dens herum, nur mit dem vorderen medianen Endstücke ein wenig auf die ventrale Fläche sich ausdehnend. Bei den Characiniden dagegen ist ausnahmslos der Dens innig mit der Lamina verschmolzen und nur an der Farbe kenntlich. Dies ist ein wesentlicher Unterschied, ein anderer liegt in der Lage des Sulcus acusticus. Derselbe liegt in der Hauptsache bei den Characiniden auf der Ventralfläche, nahe am medialen Rande, also nach innen von dem dem Dens entsprechenden Theile, und nur zum geringen Theil am vorderen, gar nicht am lateralen Rande. Wo ausnahmsweise bei Siluriden, wie bei Arius, eine eben so innige Verschmelzung von Dens und Lamina zu Stande kommt, bleibt die Lage des Sulcus acusticus eine randständige, zumal dem lateralen Rande des Dens angehörige.

Die Sagitta ist bei beiden Familien nach dem gleichen Typus gebaut. Ein breiterer vorderer und ein stiefelförmiger hinterer Theil sind entwickelt und der vordere Abschnitt besitzt auf seiner dorsalen Fläche eine tiefe, von zwei Leisten eingefasste Grube für die Macula acustica. Ein so breiter Vordertheil wie bei Panzerwelsen kommt bei Characiniden nicht vor, im Übrigen aber fehlen durchgreifende Unterschiede. Mittelglieder zwischen dieser Form der Sagitta und jener der Acanthopterygier fehlen noch gänzlich; ein wesentlicher Unterschied ist die

dorsale Lagerung der *Macula acustica*, welche bei jenen der medialen Fläche angehört, wie bei dem *Asteriscus* der *Characiniden*.

Der *Asteriscus* hat in beiden Familien den gleichen Bau. Der Rand pflegt stark gezackt oder gezähnt zu sein bei *Characiniden*, nicht oder wenig bei *Siluriden*. Ein Theil der *Characiniden* bietet in der unvollkommenen, nicht bis zur Rima reichenden Entwicklung des *Sulcus acusticus* ein bei *Siluriden* nicht vorkommendes Verhalten. Wäre dieser Körper die *Sagitta*, so hätte man hierin eine an die Verhältnisse der *Acanthopterygier* anknüpfende Eigenthümlichkeit zu sehen, wo ja auch der *Sulcus acusticus* oft am hinteren Ende umgebogen ist ohne bis an den Anfangspunkt zurückzukehren. Ich habe indess oben die Gründe angegeben, wesshalb ich mich der herrschenden Meinung anschließe, welche diesen Körper als den *Asteriscus* deutet.

### Pseudophysostomen.

*Symbranchus marmoratus* Bl. Im Gegensatze zu den *Characiniden* und *Siluriden* hat diese Gattung die Schädelhöhle sehr klein, wenig geräumig, wenig mit Fett erfüllt. Dem entsprechend nimmt auch das ziemlich plumpe gedrungene Gehörorgan wenig Raum ein, zumal die halbkreisförmigen Kanäle sind im Verhältniß zu ihrem Durchmesser sehr kurz.

Von einem großen über einen halben Meter langen Exemplare stammt der in Fig. 15 abgebildete Otolith des *Sacculus*. Als ich jetzt auch die übrigen Theile des Gehöres studiren wollte, standen mir nur einige junge Exemplare zur Verfügung, die sich für diese Untersuchung nicht als gut genug konservirt erwiesen. Ich habe daher den Zusammenhang zwischen *Vestibulum* und *Sacculus* nicht genau erkannt, weiß somit nicht ob ein kurzer *Canalis communicans* existirt, oder ob beide Theile, wie mir schien, an einander gelagert sind. Doch ist bemerkenswerth, dass der große *Sacculus* in einer Höhlung der Schädelbasis ruht, welche aber nach oben hin völlig offen ist. Immerhin erweckt es den Eindruck als sei diese Anordnung auch hier einer der einleitenden Schritte zur Verlagerung des *Sacculus* in die Schädelbasis. Die *Lagena* bildet nur einen winzigen Anhang am *Sacculus*, und der in ihr vermuthlich enthalten gewesene Otolith fehlte, wohl in Folge von *Maceration*.

Der *Lapillus* eines kleineren Exemplares ist über 0,5 mm lang und nahezu eben so breit. Er hat im Allgemeinen eine breit herzförmige Gestalt mit zugespitztem Hinterende und ausgeschnittenem Vorderrande. Eine nahezu randständig gelegene gebogene Furche am Vordertheile fasse ich als *Sulcus acusticus* auf. Die Oberfläche ist an beiden Seiten

rauh mit gerundeten Höckerchen. Nachuntersuchung an größeren Exemplaren ist nöthig (cf. Fig. 45 L).

Die Sagitta ist von nahezu ovaler Form, am vorderen und hinteren Ende leicht zugespitzt, 5,5 mm lang, 4 mm breit. Die laterale Fläche ist mit einer nahezu central gelegenen tiefen Grube versehen und rauh von zahlreichen unregelmäßigen, zum Theil etwas radiär laufenden Höckern. Die Ränder sind gezackt, zum Theil wie namentlich auch das Vorderende tief eingeschnitten. Die mediale Fläche ist nur in der Randzone ebenfalls etwas rauh und furchig, aber ohne größere Höcker. Sie ist vom Rande her gewölbt, aber die Mitte nimmt eine der Länge nach laufende breite tiefe Grube mit glatten Wänden ein. Diese Grube erreicht weder das vordere noch das hintere Ende, aber nahe an ersterem setzt sich an sie eine kleine breite Furche an, welche schräg zu dem hier tief eingeschnittenen Rande verläuft und zwar nach dem Vordertheil des Dorsalrandes, denn dieser ist der stärker und gröber gezähnte. Die Sagitta ist gleichmäßig bläulichweiß.

Es braucht wohl kaum besonders darauf hingewiesen zu werden, dass diese Verhältnisse des Gehörorgans keinerlei Analogie zu dem bieten, was wir bisher von Characiniden und Siluriden kennen lernten. Vergleicht man die Sagitta mit derjenigen anderer Knochenfische, so bieten nicht die Physostomen, sondern zahlreiche Acanthopterygier Anknüpfung. Die Sagitta von *Conger* ist sehr ähnlich (cf. KÖKEN II, Taf. XVIII, Fig. 6—7). Im Allgemeinen ähneln auch die Sagittae der Trachiniden, sowie von *Trigla* jener von *Symbranchus*. Es erweckt das den Verdacht, dass die Stellung der Aale, *Muraeniden* etc., bei den Physostomen ganz verkehrt ist, und dass diese Fische besonders modificirte Acanthopterygier sein müssen, sei es nun, dass sie an die trichiuriformen oder an blenniiforme Acanthopterygier (*Mastacembelus*?) etc. anknüpfen. Für eine Prüfung dieser speciellen Frage fehlt hinsichtlich des Gehörorgans noch gänzlich die empirische Grundlage. Der aus dem Gehörorgan sich ergebende Wink wird aber vielleicht dazu anregen, durch vergleichende Studien die richtige Stellung der Aale im Systeme zu ermitteln.

*Carapus fasciatus* Pall. Der Fisch erreicht eine erhebliche Größe von  $\frac{3}{4}$  m oder mehr; ich besitze ihn leider nur in ganz jungen Exemplaren von 15 cm. An den mir vorliegenden, schon längere Zeit konservirten waren die kleineren Otolithen brüchig und zerfielen, nur der größere von ihnen war wohl erhalten. Die Existenz eines *Canalis communicans* wurde zwar nicht direkt beobachtet, allein indirekt erwiesen, da *Vestibulum* und halbkreisförmige Kanäle in der Schädelhöhle frei, aber der *Sacculus* mit der *Lagena* in einer geräumigen



Höhlung der Schädelbasis eingeschlossen liegen. Hierin unterscheidet sich also Carapus von Symbranchus, mehr noch in der Form und Größe des Asteriscus (cf. Fig. 7). Derselbe ist an den erwähnten kleinen Exemplaren klein, nur 0,6—0,7 mm lang, 0,5 mm hoch, flach ohrförmig, mit nicht gezacktem gerundetem Rande. Die laterale Fläche ist gewölbt, in der Mitte am höchsten, rauh mit kleinen unregelmäßigen grubenförmigen Vertiefungen. Die mediale Fläche ist ziemlich glatt und eben und mit einer starken, hufeisenförmigen Lamella acustica versehen. Der Ausschnitt an deren Mündung ist vollkommen überbrückt oder ausgefüllt. Der obere Rand der Lamelle ist zackig eingeschnitten, mäßig dick, der untere absteigende Schenkel ist überaus dick und massig. Er bildet nach unten am Übergang in den äußeren Theil der Lamelle einen Winkel. Um sie herum liegt am vorderen und äußeren Umfange eine flache Furche, welche nach hinten sich erweitert und zwischen dem hinteren Winkel der Lamelle und dem Außenrande durch eine Querbrücke unterbrochen ist. Es scheint daher als ob hier schon die Fossa acustica ende, allein jenseits der Querbrücke findet sich wieder eine grubenförmige Vertiefung, die vielleicht deren Fortsetzung ist.

Wir sehen hieraus, dass das Gehörorgan der Gymnotiden sehr verschieden ist von jenem der Muraeniden, Symbranchus etc., welche dem Gehörorgane nach zu den Acanthopterygiern gehören, indess Carapus sich den Siluriden u. a. Physostomen anschließt. Wenn erst von Carapus und Gymnotus auch die beiden anderen Gehörsteine genauer bekannt sein werden, so wird sich wohl entscheiden lassen, von welcher Familie der Physostomen dann die Gymnotiden abzuleiten sein werden. Man erkennt auch hier wieder den Werth, den eine genaue Vergleichung der Gehörorgane der Knochenfische für deren natürliche Klassifikation besitzt. Wenn meine Deutung richtig ist, so ist also auch bei Carapus wie bei Siluriden, Characiniden etc. der Asteriscus der größere Otolith. Besonders wichtig wird es sein die Sagitta kennen zu lernen.

Bei einem weiteren untersuchten Exemplare schien es mir, als ob der hier abgebildete allein erhaltene Otolith doch wohl die Sagitta sein könne. Erst wenn größere gut entwickelte Exemplare hierauf untersucht und sämmtliche Otolithen bekannt sind, wird sich somit über den Werth dieses größeren Otolithen und über die Stellung, welche in systematischer Hinsicht das Gehörorgan den Gymnotiden anweist, urtheilen lassen.

### Pharyngognathen.

Die Cyprinodonten. Irgend welche, wohl wesentlich auf Habitus, Gebiss etc. sich gründenden allgemeinen Betrachtungen haben dazu verleitet, bisher die Cyprinodonten in die Nähe der Cypriniden zu stellen. Die folgenden Darlegungen werden erweisen, wie wenig diese Stellung als eine zutreffende zu gelten hat.

*Jenynsia lineata* Jen. Das ganze Gehörorgan liegt zur Seite und etwas nach unten vom Gehirn frei in der Schädelhöhle. Die halb-kreisförmigen Kanäle sind dick aber kurz. Die sämtlichen drei Abschnitte communiciren weit mit einander. Der umfangreichste Theil ist der Sacculus, welchem nach hinten eine nicht sehr kleine Lagena anhängt. Nach vorn gelangt man aus dem Sacculus in den kurzen Recessus utriculi, in dem ein sehr kleiner Lapillus bald hinter den Ampullen gelegen ist.

Der größte Otolith ist die Sagitta, die an einem größeren Exemplare 4,5 mm maß. Die laterale Fläche des annähernd dreieckigen Steines ist rauh mit zahlreichen auf und an einander gelagerten Höckern von mehr oder minder eckiger Form. Die mediale Fläche ist glatter, nur an dem zugespitzten Mitteltheile mit einigen kleineren Höckerchen besetzt. Über die Mitte der Fläche verläuft fast der ganzen Länge nach eine gerade breite gleichmäßig ausgehöhlte Grube, die sich nach vorn breit erweitert — der Sulcus acusticus (Fig. 16 S).

Der Asteriscus misst nur 0,8 mm in seinem größten Durchmesser (cf. Fig. 16 A). Er ist ein nicht dicker, scheibenförmiger Körper mit einer einfachen lateralen Fläche, mit einigen concentrischen Linien und einer anderen, auf welcher der Sulcus acusticus liegt. Derselbe besteht in einem breiten verdickten reliefartig vortretenden Bande, welches schlingenförmig gebogen ist. Der kürzere Schenkel beginnt mit einem zahnartigen Vorsprunge und biegt nach kurzem Laufe gegen das Centrum des Otolithen fast rechtwinkelig nach hinten um; er ist schmal, wenig abgesetzt. Der andere längere Schenkel beginnt dicht oberhalb des vorigen ebenfalls mit einem zahnförmigen Fortsatze und läuft ähnlich, aber in viel weiterem Bogen; er ist als ein breiter, gut abgesetzter, in der Mitte etwas gefurchter bandförmiger Strang entwickelt. Der von ihm umschlossene Raum ist gegen die Mitte etwas höher, unregelmäßig geformt mit rauher Oberfläche.

*Girardinus caudimaculatus* Hens. Das Gehörorgan stimmt vollkommen mit jenem von *Jenynsia* überein. Den kleinen, 0,2 mm großen Lapillus habe ich in Fig. 17 abgebildet. Es ist ein nahezu vier-eckiges Plättchen mit einem größeren flachen und einem kleineren,

sich dahinter erhebenden höheren Theile. Die Sagitta ist 4 mm, der Asteriscus 0,5—0,6 mm lang. An der Sagitta liegt der tiefe Sulcus acusticus nicht in der Mitte, sondern nahe dem einen Rande; die entgegengesetzte Fläche ist rau, leicht höckerig, aber in der Mitte bleibt eine glatte Fläche frei, was auch bei *Jenynsia* der Fall ist. Da, wo bei *Jenynsia* sich an der Mündung des Sulcus acusticus auf dem Asteriscus drei zahnförmige Fortsätze am Rande befinden, existirt hier nur ein einziger großer gerundeter Vorsprung. Die Sulcusfläche ist leicht gewölbt.

Sowohl im Baue des Gehörorgans als in der Konfiguration der Otolithen weichen somit die Cyprinodonten ganz außerordentlich ab von den Characiniden und Siluriden und auch Cypriniden. In allen diesen Punkten schließen sie sich den Acanthopterygiern und Chromiden an. Man vergleiche im Folgenden das über *Geophagus* Bemerkte. Lage und Anordnung der Theile des Gehörorgans sind dieselben. Der Lapillus bietet bei beiden keine besonderen bemerkenswerthen Charaktere, wohl aber Sagitta und Asteriscus, und diese stimmen sehr überein. In Bezug auf die Sagitta besteht lediglich der Unterschied, dass das freie hintere Ende bei den Cyprinodonten gerade bei *Geophagus* umgebogen ist. Der Asteriscus ist identisch.

Es weist dies Alles darauf hin, dass die Cyprinodonten nur scheinbar irgend welche nähere Beziehungen zu den Cypriniden besitzen. Darauf weist auch schon der Umstand hin, dass das Verhältnis der Schwimmblase zum Gehörorgane und der Reihe intermediärer sog. Gehörknöchelchen, welches die Cypriniden, Characiniden etc. besitzen, den Cyprinodonten abgeht. Der einzige Grund, die Cyprinodonten bei den Physostomen unterzubringen, ist das Vorhandensein des Luftganges von der Schwimmblase zum Ösophagus. Bedenkt man aber, dass derselbe embryonal allen Teleostiern zukommt, dass er zwar wohl immer (?) bei den Acanthopterygiern, aber sehr häufig auch bei Physostomen fehlt, ja selbst unter Schwund der ganzen Schwimmblase, so erscheint doch die Persistenz oder Obliteration dieses Ganges kaum als ein zur Scheidung großer und natürlicher Gruppen ausreichendes Moment.

Nehmen wir an, dass eine Persistenz des Luftganges auch in einzelnen Familien der Acanthopterygier vorkomme, so würde einer näheren Verbindung von Cyprinodonten und Chromiden zumal das Verhalten der unteren Schlundknochen entgegen stehen, welche bei den Chromiden u. a. Pharyngognathen verschmolzen sind. In dieser Hinsicht bestehen aber bei den Cyprinodonten Differenzen. *Jenynsia* hat die unteren Schlundknochen ganz isolirt, wenn auch nahe bei einander. Bei *Girardinus* aber besteht eine Symphyse, d. h. die beiden Schlund-



knochen haben in der Mediane ebene scharf abgestutzte und unmittelbar an einander liegende, durch Bänder verbundene Ränder. Zur Verwachsung beider fehlt daher nur noch ein Schritt. Vielleicht weist eine genaue Untersuchung der Cyprinodonten auch einzelne Arten oder Gattungen nach, wo dieser weitere Schritt zurückgelegt ist, wie denn ja überhaupt nur ein gradueller Unterschied die Pharyngognathen von anderen verwandten Familien trennt.

Vermuthlich wird bei genauerer Vergleichung die Beziehung der Cyprinodonten zu den Chromiden sich als minder nahe erweisen wie zu einer anderen Familie der Pharyngognathen, den Embiotociden, welche wie die Cyprinodonten vivipar sind und eben so große Junge zur Welt bringen wie die Cyprinodonten. Schlundknochen sowohl wie Schwimmblase etc. wären daher genauer zu vergleichen. Die unteren Schlundknochen von *Geophagus brasiliensis* entsprachen fast völlig jenen von *Girardinus*. Auch sie sind bei nicht völlig ausgewachsenen Exemplaren nicht verwachsen, sondern durch Symphyse verbunden noch verschiebbar gegen einander. Eben so verhält sich *Acara faceta* Jen., und beide haben nach vorn hin dieselbe spitze Verlängerung der Schlundknochen wie *Girardinus*, auch die Zähne zeigen wenig Unterschied. Es ist daher klar, dass hier Persistenz oder Schwund des Luftganges der Schwimmblase nicht die ihm beigemessene Bedeutung besitzt, und die einseitig auf seine Ausbildung basirte Klassifikation unnatürlicherweise zusammengehörige Familien aus einander reißt.

Von *Geophagus brasiliensis* Qu. et G. habe ich in Fig. 8 die Sagitta und den Asteriscus abgebildet. Das Gehörorgan im Ganzen ähnelt jenem von *Jenynsia*, nur sind die halbkreisförmigen Kanäle länger und schlanker und die Lagna ist viel kleiner. In Folge dessen misst der Asteriscus nur 1 mm. Er ist ein scheibenförmiger kleiner Körper von fast ovaler Form mit einer sackförmigen Lamella acustica, welche band- oder leistenförmig entwickelt ist.

Die Sagitta ist 4 mm lang, 2,5 mm breit, oval mit zackigem scharfem Rand. Ihre laterale Fläche ist eben, fast glatt, über die Mitte der Fläche etwas konkav gebogen. Die mediale Fläche ist gewölbt, nahe dem Rande etwas granulirt. Am Vorderende beginnt der Sulcus acusticus breit, setzt sich gerade über die Mitte bis gegen das Hinterende hin fort, wo er nach unten umbiegt. Wie aus der Abbildung Fig. 8 S ersichtlich ist, treten im vorderen breiten Mündungstheile des Sulcus, dem Ostium, zwei feine Leisten auf, die gegen einander konvergiren und verschmelzen. Eine andere Leiste begrenzt ein schmales, unterhalb des Sulcus gelegenes Feld, welches noch zu demselben zu gehören scheint.

Der ebenfalls sehr kleine Lapillus endlich misst 1,5 mm in der Länge bei 1 mm Breite. Er hat eine glatte bogenförmig begrenzte Partie, aus der sich eine andere größere Fläche erhebt, deren Anfangstheil sich steil erhebt und reichlich granulirt ist.

Von *Acara faceta* Jen. habe ich nachträglich noch ein besonders schönes großes Exemplar untersuchen können. An diesem vollkommen ausgewachsenen Thiere existirte die Symphyse zwischen den beiden unteren Schlundknochen nicht mehr. Nur bei *Crenicichla* habe ich bis jetzt ihr völliges Verwachsen noch nicht beobachtet. Es würden nun diese Verhältnisse auch bei anderen Vertretern der Pharyngognathen zu untersuchen sein, um zu sehen, ob diese Verwachsung der Symphyse bei allen Arten mit dem Alter erfolgt, eben so ob sie auch bei einzelnen Cyprinodonten schließlich eintritt. Der Lapillus dieses Thieres zeigt wieder wie bei *Geophagus* eine Zusammensetzung aus zwei einander aufgelagerten Theilen. Von diesen ist der hügelförmig erhabene auf seiner Oberfläche granulirte, resp. mit feinen Furchen versehene, der Dens, welcher hier also erheblich größer ist und weiter gegen den vorderen und lateralen Rand reicht, als bei *Geophagus*. Dadurch bleibt nur ein schmaler Raum rings um den Dens übrig. Der Lapillus misst 1,4 mm, die Sagitta 4 mm. Der Sulcus acusticus der Sagitta ist an seinem hinteren Ende sehr wenig umgebogen; er ist zu beiden Seiten von einer glatten, durch eine deutliche Linie abgesetzten Fläche begleitet, welche wohl mit zu den von der Macula acustica bedeckten Theilen gehört, und von denen die obere fein vertikal gefurcht oder gestrichelt ist. Da die Sulcusfläche stark gewölbt ist, so ist die entgegengesetzte Fläche konkav. Betrachtet man den Stein von dieser Seite gegen das Licht, so sieht man den tief eingegrabenen Sulcus acusticus deutlich durch. Der ventrale Rand ist stark gezackt, der dorsale nicht.

Der Asteriscus weicht nicht von jenem von *Geophagus* ab. Besonders interessant war mir der Lapillus, weil der auch wie gewöhnlich durch die milchweiße Farbe sich auszeichnende Dens als solcher so unzweifelhaft ausgebildet ist, dass fast eine Übereinstimmung mit jenem mancher Siluriden, *Otocinclus* z. B., zu Stande kommt.

*Crenicichla lepidotus* Heck. schließt sich den eben besprochenen Arten innig an. Am Lapillus ist der Dens sehr groß und eigentlich den Haupttheil bildend. Der ganze Stein erscheint dadurch keilförmig, und die breiteste Partie wird vom freien Vorderrande des Dens eingenommen, welcher da einen feinen Sulcus trägt. Die dorsale Fläche ist eben, fast etwas konkav.

Die Sagitta ist bei 5,5 mm Länge 3 mm breit, etwas schlanker als

die der vorigen beiden Arten, am Rande kaum krenulirt. Der Sulcus, im Wesentlichen wie bei *Geophagus* beschaffen, endet schon eine Strecke vor dem Hinterende ohne nennenswerthe Umbiegung, verläuft also auffallend gerade. Das Ostium ist wenig erweitert, in seiner Mitte ist der Vorderrand eingeschnitten. Die seitliche Begrenzung des Ostium besteht aus zwei Leisten. Die äußere setzt sich in die Crista fort, welche zumal im mittleren Theile der Cauda wohl entwickelt, nach hinten hin sich verliert. Die innere Leiste des Ostium stößt am Beginne der Cauda mit jener der anderen Seite zusammen im spitzen Winkel. Das Ostium ist also ausgezeichnet dadurch, dass es wenig breiter ist als die Cauda, dass es eine feine Incisura am Antirostrum besitzt und an diese sich unmittelbar das stärker vorstehende aber ziemlich schlanke Rostrum anschließt. Die leicht konkave Außenfläche ist einfach, ohne besondere Skulptur.

Hiermit verglichen war die *Sagitta* von *Acara* mit breiterem Ostium und stärker umgebogener Cauda versehen, sonst identisch, nur kürzer, gedrungener. Bei einem der untersuchten Exemplare von *Acara* hatte die *Sagitta* einen starken Einschnitt in der Mitte des Dorsalrandes, welcher den anderen fehlte. Man wird sich also zu hüten haben diese leichten Unterschiede in Form und Umriss zumal zu überschätzen.

Gemeinsam ist den untersuchten Chromiden das relativ schmale Ostium mit doppelten Leisten, von denen die inneren nach hinten zusammenstoßend dasselbe gegen die Cauda scharf abgrenzen, die scharfen nach hinten schwächer werdenden oder sich verlierenden Cristae der Cauda, der Mangel von inselförmigen Erhebungen (*Colliculi*) in Ostium und Cauda, und die meist oder wenig ausgesprochene Umbiegung des hinteren Endes der Cauda, welches nicht erheblich angeschwollen ist, im Gegentheil meist sich verjüngend und undeutlicher werdend endet. Eine in der Mitte nicht erheblich anschwellende Area zieht sich an beiden Seiten des Sulcus diesem entlang hin.

Ich glaube, dass diese Momente zur Abgrenzung der genannten Gattungen gegen die *Cyprinodonten* hinreichen werden, wo, so weit sich nach meinem unvollkommenen Material urtheilen lässt, die inneren Cristae des Ostium schwach entwickelt sind, nicht zusammenstoßen, sich vielmehr nach hinten verlieren, ohne das Ostium abzugrenzen, welches seinerseits etwas breiter ist, ohne deutlichen Gegensatz von Rostrum und Antirostrum und ohne Incisura am Antirostrum, auch scheint an der einen Seite der Cauda eine verbreiterte, durch eine bogenförmige Linie scharf abgegrenzte Area zu existiren, die aber so wenig wie bei Chromiden vertieft ist.



Obwohl mein Untersuchungsmaterial für die Cyprinodonten nicht zureichend war, scheint mir doch Aussicht zu bestehen, dass die beiden Familien der Chromiden und der Cyprinodonten sich nach den Otolithen, der Sagitta wenigstens, werden unterscheiden lassen. Auf welche Weise aber das Gleiche möglich werden wird für die Chromiden im Verhältnis zu den Perciden und manchen anderen Familien der Acanthopterygier, ist mir zur Zeit noch unklar. Vielleicht hilft sorgfältige Untersuchung der den Sulcus acusticus begleitenden Area superior und inferior etwas weiter.

Rio Grande do Sul, Brasilien, 8. Januar 1894.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXXI.

Die den einzelnen Figuren angefügten Buchstaben *L*, *S*, *A* bedeuten *L*, Lapillus, *S*, Sagitta, *A*, Asteriscus und sind die zusammengehörigen Otolithen einer Species mit der gleichen Figurennummer bezeichnet.

In Fig. 4 und 9 bedeuten:

- V*, Vestibulum;
- Sac*, Sacculus;
- Lag*, Lagena;
- L*, Lapillus;
- A*, Asteriscus;
- d. u. s.*, Ductus utriculo-saccularis.

Fig. 1. Gehörorgan von *Macrodon trahira* Bl. Schn. Im vorderen Theile des Vestibulum schimmert der Lapillus durch.

Fig. 2. Otolithen von *Macrodon trahira*, und zwar: *A*, der Asteriscus von der medialen Seite mit nach rechts gerichtetem, eingeschnittenem Vorderende; *S*, die Sagitta von der dorsalen Seite gesehen mit nach oben gerichtetem, breiterem Vorderende und *L*, der Lapillus von der Ventralseite mit nach oben gerichtetem Vorderende. Vergr. 3/1.

Fig. 3. Otolithen von *Prochilodus lineatus* Val. Orientirung wie in Fig. 2. Vergr. 4/1.

Fig. 4. Lapillus von *Leporinus obtusidens* Val. Ansicht von der Ventralseite. Vergr. 3/1.

Fig. 5. Asteriscus von *Salminus maxillosus* Cuv. Val. Vergr. 4/1.

Fig. 6. Asteriscus und Lapillus von *Tetragonopterus rutilus* Jen. Vergr. 5/1.

Fig. 7. Sagitta von *Carapus fasciatus* Pall. Vergr. 20/1.

Fig. 8. Otolithen von *Geophagus brasiliensis* Qu. et G. Vergr. von *S* 5/4, von *A* 12/1.

Fig. 9. Gehörorgan von *Arius Commersonii* Lac. Vergr. 3/2.

Fig. 10. Otolithen von *Arius Commersonii* Lac. Natürliche Größe. Der Lapillus von der dorsalen, der Asteriscus von der lateralen, die Sagitta von der ventralen Seite aus gesehen.

Fig. 11. Wie Fig. 10, nur von der entgegengesetzten Flächenansicht. Der Lapillus zweimal, Sagitta und Asteriscus dreimal vergrößert.

Fig. 12. Otolithen von *Plecostomus Commersonii* Lac. Vergr. 5/4. Flächenansicht wie in Fig. 11 und 2.

Fig. 13. Lapillus von *Pimelodus sapo* Val. Ventralansicht. Vergr. 3/4. *s.a*, Sulcus acusticus; *d*, Dens.

Fig. 14. Lapillus von *Pimelodus maculatus* Lac. Vergr. 4/4. Das Vorderende mit dem Sulcus acusticus nach links gerichtet.

Fig. 15. Otolithen von *Symbranchus marmoratus* Bl. Die Sagitta 4mal, der Lapillus 30mal vergrößert.

Fig. 16. Sagitta und Asteriscus von *Jenynsia lineata* Jen.

Fig. 17. Lapillus von *Girardinus caudimaculatus* Hens.

# Beiträge zur Kenntniss der Rhizopoden.

Von

Dr. L. Rhumbler,

Assistent der Sektion für Küsten- und Hochseefischerei  
(Deutscher Fischerei-Verein).

## I. Über Entstehung und sekundäres Wachsthum der Gehäuse einiger Süßwasserrhizopoden.

---

Mit Tafel XXXII und 2 Holzschnitten.

---

Nachstehende Arbeit verdankt ihre Entstehung dem Studium der Cystenbildungen von Süßwasserrhizopoden. Sie hat sich nach und nach aus diesem heraus entwickelt. Ich bringe sie hier als besondere Abhandlung, weil ich einerseits meine Untersuchungen über die Cystenbildungen leider noch nicht zum Abschluss bringen konnte, andererseits aber doch verhindern möchte, dass sich die von VERWORN begründete Lehre von der Unveränderlichkeit der Gehäuse von Süßwasserrhizopoden<sup>1</sup> allzu sehr festsetze und zu weiteren, meiner Überzeugung nach, irrigen Schlüssen verführe.

Die Präparate, von welchen der größte Theil der nachfolgenden Resultate, so zu sagen, abgelesen ist, wurden von mir im Sommer und Winter 1889 in dem zoologischen Institute der Universität Straßburg i./E. hergestellt.

Ich möchte mir gleich hier erlauben, dem Leiter dieses Instituts, Herrn Professor Dr. GOETTE, meinen aufrichtigsten Dank abzustatten; sein Rath und sein Beistand, dessen ich mich während meines Aufenthaltes in Straßburg bei allen meinen Studien erfreuen durfte, ist auch dieser kleinen Abhandlung in mancherlei Weise zu Gute gekommen.

<sup>1</sup> Ich nenne so der Kürze halber den von VERWORN aufgestellten Satz: »dass die Gehäuse der Süßwasserrhizopoden nach ihrer Entstehung (nach Abschluss des Theilungsaktes) nicht mehr vergrößert, d. h. nicht wachsen, überhaupt nicht mehr verändert werden könnten«. cf. M. VERWORN, »Biologische Protistenstudien«. Diese Zeitschr. Bd. XLVI.



Als Konservierungsmittel gebrauchte ich Pikrinschwefelsäure und FLEMMING'sche Chrom-Osmium-Essigsäure; Pikrokarmin, Alaunkarmin, Boraxkarmin und Hämatoxylin dienten als Färbungsmittel<sup>1</sup>. Mehr als auf diese kam es aber bei den folgenden Untersuchungen auf die Einschlussmittel an. Kanadabalsam hellt die Präparate zu sehr auf, um feine Färbungsnuancen an den verschiedenen Gehäusestellen erkennen zu können; es kamen deshalb neben Kanadabalsam hauptsächlich FARRANT'sche Flüssigkeit, Glycerin und Sandarak, welcher sich ebenfalls wegen der Abwesenheit von aufhellenden Lösungsmitteln als brauchbar bewies, zur häufigen Verwendung.

Die Zahl der zur Prüfung gekommenen Präparate beläuft sich auf ca. 200. In diesen Präparaten sind nach ungefährer, jedenfalls aber zu niedriger, Schätzung etwa 900 mit Weichkörper erfüllte und gegen 2000 leere Gehäuse enthalten, so dass im Ganzen also 2900 Gehäuse verschiedener Species für näheres Studium zur Verfügung standen.

Von Immersionssystemen kam nur das SEIBERT'sche Wassersystem VIIa mit Korrektur zur gelegentlichen Verwendung.

Von Kern und Weichkörper wurde in dieser Abhandlung fast gänzlich abgesehen, weil ein näheres Eingehen auf dieselben den ohnedies spröden Stoff leicht noch mehr verwickelt hätte und beide zum Gegenstande einer späteren Arbeit gemacht werden sollen.

#### A. Die bis jetzt bekannt gewordenen Entstehungsweisen der Gehäuse von Süßwasserrhizopoden.

Die wissenschaftliche Forschung hat bis jetzt drei Arten der Entstehung der hier zu besprechenden Gehäuse zweifellos festzustellen vermocht. Zwei derselben stehen mit dem Theilungsakte in nächster Beziehung; eine aber ist mit dem Theilungsakte nicht verbunden.

Die eine, erste, jedenfalls ursprünglichste Vermehrungsweise besteht in einfacher Durchschnürung des Gehäuses bei gleichzeitiger Theilung des Weichkörpers. Sie findet sich nur bei den Arten, welche mit einer sehr dünnen, geschmeidigen Schale ausgerüstet sind, wie Lieberkühnia, Diplophrys, Lecythium etc.<sup>2</sup>

Wo dagegen die Schale dicker geworden, oder wo sie gar durch

<sup>1</sup> Konservierungs- und Färbungsmittel wurden in der Regel warm angewandt.

<sup>2</sup> Vgl. hierüber die Arbeiten: L. CIENKOWSKY, »Über einige Rhizopoden und verwandte Organismen«, Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XII. — HERTWIG u. LESSER, »Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen«, Archiv für mikr. Anatomie, Bd. X. Suppl.-Bd.

Fremdkörper oder anderes starres Material verstärkt worden ist, da vermag die Schale der Einschnürung des Weichkörpers nicht mehr zu folgen. Bei solchen Thieren theilt sich zweitens (in seltneren Fällen) der Weichkörper allein, und das eine Theilstück desselben tritt aus der Schale aus, welche es dem anderen Theilstück überlässt, und baut sich außerhalb derselben eine neue, selbständige Schale. Der Aufbau der neuen Schale ist also hier von dem Theilungsakte vollkommen getrennt (*Microgromia*<sup>1</sup>).

Für die Mehrzahl der durch Einlagerungen verstärkten Schalen haben aber die Untersuchungen von GRUBER<sup>2</sup>, BLOCHMANN<sup>3</sup>, SCHEWIAKOFF<sup>4</sup> und VERWORN<sup>5</sup> folgende, dritte, Entstehungsweise ermittelt.

Das Material für das künftige Gehäuse des Tochterthieres wird bei den untersuchten Formen in dem Gehäuse des Mutterthieres aufgespeichert. Hier hat es sich entweder in der Sarkode des Mutterthieres selber gebildet (*Euglypha*) oder es ist als Fremdmaterial von außen durch das Mutterthier erst in die Sarkode aufgenommen worden (*Diffugia urceolata*), um in beiden Fällen während der Theilung nach außen getragen und zu einem neuen Gehäuse für den Sprössling zusammengefügt zu werden.

Nun trifft man aber bei den zu letzterer Gruppe gehörigen Süßwasserrhizopoden nicht selten auf Gehäuse, deren Bausteine weitaus größer sind, als der Hohlraum im Gehäuse des Mutterthieres jemals gewesen sein kann. LEIDY<sup>6</sup> hat schon mehrere Exemplare dieser Art abgebildet; ich gebe in Fig. 4 eine ungefähre Kopie seiner Fig. 23, Pl. X; außerdem vergleiche man noch LEIDY's Figuren Pl. X, 3, 49, 20, 22; Pl. XIII, Fig. 21, 22; Pl. XVI, Fig. 21 und die auf unserer Taf. XXXII abgebildeten Figg. 2 u. 3, sowie deren Erklärungen auf p. 548.

Bei solchen Gehäusen ist von vorn herein ausgeschlossen, dass ihre Bauelemente früher im Wohnraum des Mutterthieres eingeschlossen waren. Es fragt sich daher, wie solche Gehäuse entstanden sind. Sind

<sup>1</sup> R. HERTWIG, »Über *Microgromia socialis* etc.«. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. X. Suppl.-Bd.

<sup>2</sup> AUGUST GRUBER, »Der Theilungsvorgang von *Euglypha alveolata*«. Diese Zeitschrift. Bd. XXXV.

<sup>3</sup> BLOCHMANN, »Zur Kenntniss der Fortpflanzung von *Euglypha alveolata*«. Morph. Jahrb. Bd. XIII.

<sup>4</sup> SCHEWIAKOFF, »Über die karyokinetische Kerntheilung der *Euglypha alveolata*«. Ebenda.

<sup>5</sup> M. VERWORN, »Biologische Protistenstudien«. Diese Zeitschr. Bd. XLVI.

<sup>6</sup> JOS. LEIDY, »Fresh-Water Rhizopods of North-America«. in: »Reports of the United States geological survey of territories.« Washington 1879. Vol. XII.

fragliche Steine, die ich der Einfachheit halber als »übergroße« bezeichnen will, als sekundäre Anlagerungen zu betrachten?

Dies ist in keinem Falle ausgeschlossen, sondern bleibt nach unseren späteren Auseinandersetzungen in jedem Falle möglich; aber trotzdem ist es durch eine interessante Modifikation des oben kurz geschilderten Theilungsvorganges auch diesen Formen ermöglicht, ihr Gehäuse während des Theilungsaktes fertig zu stellen, d. h. auch da schon »übergroße« Bauelemente zum Aufbau ihrer Gehäuse zu verwerthen.

Die Form, über welche die diesbezüglichen Beobachtungen gemacht wurden, ist *Diffflugia acuminata* Ehrbg. Ich fand sie im September 1889 neben *Diffflugia pyriformis*, *Diff. constricta*, *Diff. urceolata*, *Lecqueureusia spiralis*, *Nebela collaris*, *Nebela carinata*, *Centropyxis aculeata*, *Arcella vulgaris*, *Hyalosphenia papilio*, u. a. äußerst zahlreich in mehreren, aus dem Titimoor bei Freiburg herstammenden, *Sphagnum*-kulturen<sup>1</sup>.

LEIDY<sup>2</sup> hat unter demselben Namen gleichzeitig mit *Diffflugia acuminata* eine Form abgebildet, welche zwei Stacheln am hinteren Ende ihres Gehäuses trägt, welche ich aber als *Diffflugia bicuspidata* n. sp. von *Diffflugia acuminata* Ehrbg. trennen muss.

Die Gründe für diese Spaltung sind folgende:

1) fanden sich in einem Kulturgläse, wo *Diffflugia acuminata* in großer Zahl lebte, nicht eine einzige, zweistachelige Form, und umgekehrt, in demjenigen Glase, in welchem *Diffflugia bicuspidata* häufig war, kamen keine *Diffflugia acuminata* vor. Wenn auch, wie man annehmen muss, die Anwesenheit der einen Form die der anderen keineswegs ausschließen wird, so weist doch das zufällige Getrenntsein beider Formen darauf hin, dass die eine Species nicht in den Kreis der anderen gehört.

2) Der Hauptunterschied der beiden Formen besteht aber darin, dass sich *Diffflugia acuminata* Ehrbg. immer innerhalb ihres Gehäuses encystirt (intrathalame Encystirung); während *Diffflugia bicuspidata* n. sp. aus ihrem Gehäuse austritt, wenn sie sich encystiren will, und sich vor demselben in eine kugelige Steinzeile einschließt, welche dem früheren Gehäuse vorgelagert bleibt (extrathalame Encystirung) (Taf. XXXII, Fig. 40). Eine nähere Diagnose von *Diffflugia bicuspidata* findet sich im Anhang Nr. 4 (p. 546).

## B. Der Aufbau des Gehäuses von *Diffflugia acuminata* während der Theilung.

Als ich mich im Herbste 1889 schon längere Zeit mit dem Studium der Süßwasserrhizopoden beschäftigt hatte, fiel mir *Diffflugia acu-*

<sup>1</sup> Die Kulturen wurden mir von Herrn Privatdocenten Dr. L. Jost, Assistenten des botanischen Instituts zu Straßburg, in gütigster Weise überlassen, wofür ich ihm hier meinen herzlichsten Dank ausspreche.

<sup>2</sup> J. LEIDY, l. c.



*minata* wegen merkwürdiger Anlagerungen an ihrer Gehäusemündung auf, welche ich vorher nie beobachtet hatte. In zierlichster Weise waren nämlich die Gehäusemündungen dieser Rhizopode mit kleinen Quarzkörnchen vermauert, welche wie ein schmückender Kranz in radiärer Richtung um die Mündung herumstanden. Anfänglich glaubte ich, dass diese Anlagerungen in allen Fällen eine Deckelbildung zu bedeuten hätten, auf welche eine Encystirung folgen sollte. Ich erkannte dann aber, dass dies nicht zutreffend war, sondern dass die angelagerten Steinchen auch sehr häufig für ein Tochtergehäuse Verwendung finden. Ich konnte feststellen, dass *Diffflugia acuminata* die zu ihrer Theilung nöthigen Bausteine vor der Mündung ihres Gehäuses befestigt und nicht wie die bislang beobachteten Arten ins Innere desselben aufnimmt (extrathalame Aufspeicherung des Gehäusematerials).

Da sich *Diffflugia bicuspidata* extrathalam encystirt, so darf man wohl auch für diese Species extrathalame Aufspeicherung des Gehäusematerials annehmen. Auch für *Diffflugia pyriformis* Perty scheint mir diese Form der Aufspeicherung sehr wahrscheinlich.

Im Gesamteindruck lassen sich die zusammengelagerten Quarzstückchen zierlichen Krystalldrusen vergleichen, welche sich eben erst am Mündungsrande ankrystallisirt zu haben scheinen, so klar und durchsichtig sehen sie meist ihrer Kleinheit und Dünne wegen aus. Sie sind mit ihrem einen Ende in eine gemeinsame Kittmasse eingesenkt, welche sie am Häuserand festhält. Das andere Ende ragt in radiärer Richtung (die Mitte der Gehäusemündung als Centrum genommen) frei vom Häuserand ab. Oft findet man auch Diatomeenpanzer und andere pflanzliche Zellreste zwischen ihnen.

In Bezug auf die Anordnung kann man vier Typen verschiedenartiger Festheftung der Quarzsplitter unterscheiden. Diese Verschiedenheit scheint aber für die Bildung des Tochtergehäuses von keiner besonderen Bedeutung zu sein, d. h. alle vier Typen lassen die Tochtergehäuse auf dieselbe Weise aus sich hervorgehen.

Am häufigsten finden sich die größten Quarzkörnchen im Mittelpunkt der Mündung angehäuft und nehmen an Zahl und Größe nach dem Mündungsrande hin ab (Taf. XXXII, Fig. 9); dann können sie sich in zwei Hauptstränge anordnen, welche von zwei Endpunkten eines Durchmessers der Mündung aus nach außen abstehen (Taf. XXXII, Fig. 4). Oft ist die Kittmasse, in welche die Steinchen eingelagert sind, kuppelförmig aufgetrieben, und die Steinchen stehen mehr oder minder regelmäßig auf dieser Kuppel zerstreut (Taf. XXXII, Fig. 5). Schließlich kann sich eben erwähnte Kuppel in zwei Kuppeln theilen,

so dass es den Anschein hat, als sollten zwei Tochtergehäuse angelegt werden; in den von mir beobachteten Fällen trat dies jedoch nicht ein (Taf. XXXII, Fig. 6).

Die Aufnahme von neuen Quarzstückchen und das Einreihen derselben in den Kreis der bereits aufgesammelten, war ich leider nicht im Stande zu beobachten. Ich habe aber unter meinen Präparaten ein Thier gefunden, welches gerade mit der Aufnahme von Bausteinen beschäftigt gewesen zu sein scheint (Taf. XXXII, Fig. 8). Man sieht zwischen den bereits am Mündungsrande befestigten Quarzstückchen ein breites Pseudopodium damit beschäftigt, die Schale einer kugelrunden Alge (*Protococcus*?) an den Mündungsrand des Gehäuses heranzuziehen. Das aus dem Gehäuse herausgetretene Pseudopodium hat sich in dem Präparate ganz erstaunlich stark gefärbt; ein Umstand, der uns sehr auffallen muss, weil sich sonst gerade die Pseudopodien nur sehr schwach färben. Wir erblicken hierin die Wirkung der Kittmasse, welche sich, das Pseudopodium einhüllend, über dasselbe hingezogen hat, und welche auch später, wenn sie das Tochtergehäuse zusammenhält, ihre Färbbarkeit nie ganz einbüßt.

Zu erwähnen ist ferner, dass die erste Aufsammlung der Steine nicht augenblicklich mit einem Ankitten derselben an den Rand der Gehäusemündung verbunden zu sein braucht. Ich habe öfters Thiere gefunden, welche die ersten Quarzsplitter in ihr Gehäuse herangezogen hatten. Sie saßen hier dem kuglig kontrahirten Weichkörper etwa wie die Haken einem Bandwurmscolex auf, waren also keineswegs in das Innere der Sarkode selbst eingelagert (Taf. XXXII, Fig. 7). Eine besonders stark hervortretende Färbung in der Gegend, wo die Glassplitter in die Sarkode eingesenkt sind, kann wohl auch hier ohne Bedenken für die ausgeschiedene Kittsubstanz angesehen werden.

Später, wenn die Zahl der aufgenommenen Steinchen größer geworden ist, finden sie sich immer am Gehäuserand befestigt. Zwischen ihnen drängen sich dann die Pseudopodien hindurch, so dass man glauben könnte, die Berührung mit der Sarkode sei für den Halt der Steinchen unbedingt erforderlich (Taf. XXXII, Fig. 4, 5, 6 u. 8). Da sich aber die Sarkode ganz in den Schalengrund zurückziehen kann, ohne dass die Steinchen abfallen, so ist sicher, dass dieselben am Gehäuserand befestigt sind, und dass sie nicht etwa bloß von den Pseudopodien gehalten werden (Taf. XXXII, Fig. 9).

Der Vorgang der Theilung selbst ist ganz ähnlich dem bei *Euglypha* und *Diffugia urceolata*. Das Protoplasma tritt hier wie dort in Form eines halbkugligen Ballens aus der Gehäusemündung hervor, nimmt hier aber die Steinchen, welche es bei *Diffugia*

urceolata Anfangs im Inneren trägt, von Anbeginn auf seiner Oberfläche mit. Die zum Festhalten der Steinchen ausgeschiedene Kittmasse, welche seither erstarrt war, ist hierbei wieder verflüssigt worden. Der ursprünglich sehr kleine Ballen wächst durch Plasmazufuss aus dem Mutterthiere her mehr und mehr an und streckt sich dabei in die Länge, so dass er etwa nach zwei Stunden die Form des Muttergehäuses angenommen hat.

Auch das für *Diffugia acuminata* charakteristische Horn an dem hinteren Ende des Gehäuses ist bei dem Schalenaufbau sehr früh angelegt worden. Schon, wann der Protoplasmaballen, welcher das neue Gehäuse aufbauen soll, noch kuglig ist und sein Durchmesser kaum ein Drittel von der Länge des Mutterthieres erreicht hat, bemerkt man an dem distalen Ende des Sarkodeballens eine zapfenförmige Hervorragung (vgl. Holzschnitt Nr. I Prz). Diese Hervorragung wächst im gleichen Schritte mit dem Protoplasmaballen und hat die volle Größe eines gewöhnlichen Gehäusehorns erreicht, wann auch der übrige Theil des Sarkodeballens seine entgültige Gestaltung angenommen hat.

Sehr schön und klar ist bei diesem Vorgange das Verhalten der vor der Mündung angesammelten Steinchen zu beobachten. Wie gesagt stehen die Quarzstückchen anfänglich in radiärer Richtung um die Mündung herum. Je mehr nun der Protoplasmaballen anwächst, desto mehr legen sich die Quarzstückchen um, d. h. ihre früher distalen Enden nähern sich dem Mutterthiere, während ihre ursprünglich proximalen in die Kittmasse eingesenkten Spitzen sich distal verschieben.

Bei dieser Umlagerung der Steinchen kann wohl ohne Bedenken zwei Kräften, welche sich gegenseitig in ihrer Wirkung unterstützen, eine Hauptrolle zuerkannt werden<sup>1</sup>. Die eine ist in dem Vortreten des Protoplasmaballens selbst zu suchen, die andere beruht auf dem Widerstande, welchen das umgebende Wasser den vorgeschobenen Steinchen entgegensetzt. Beide Anfangs gleichmäßig wachsende Kräfte nehmen mehr und mehr ab, sobald sich das in Umkehrung begriffene Baumaterial des neuen Gehäuses nach der Seite seiner definitiven Lage hin wendet, und zwar in gleichem Maße mit dieser Umwendung (vgl. Holzschnitt Nr. I). In genau demselben Grade werden diese Kräfte dann aber von anderen ersetzt, welche ihnen die Steinchen in die Ebene des zukünftigen Gehäuses hineinziehen helfen, von Kräf-

<sup>1</sup> Dass bei der Theilung von *Euglypha* eine ähnliche Umkehr der einzelnen Kieselplättchen nicht stattfindet, hängt wohl damit zusammen, dass die einzelnen Plättchen nicht weit genug oder überhaupt nicht aus dem hervortretenden Sarkodeballen herausstehen.



ten, die sogar späterhin die gesammten Bauteilchen selbstthätig, ohne Mitwirkung der Sarkode zu einem festen Gehäusegefüge zusammenordnen. Ich meine die kapillaren Anziehungskräfte, welche zwischen den Steinchen und der Oberflächenschicht des hervorquellenden Protoplasmaballens nothwendig entstehen müssen.

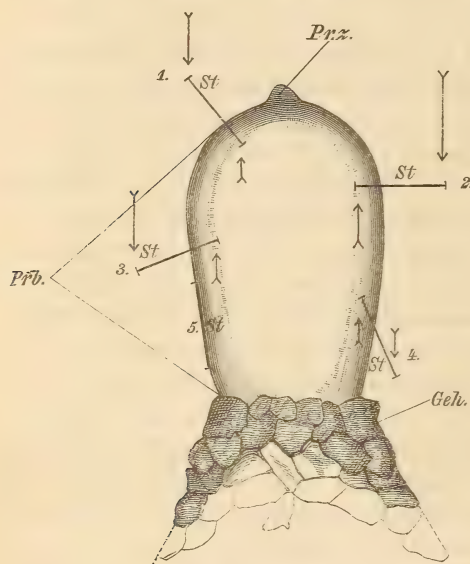


Fig. I. Schema zur Erläuterung der Kräfte, welche die Umlagerung der Steinchen bei der Bildung eines Tochtergehäuses von *Diffugia acuminata* bewirken. *Geh.*, vorderer Theil des Muttergehäuses; *Prb.*, aus dem Muttergehäuse hervortretender Protoplasmaballen; *Prz.*, Protoplasmazapfen, welcher das Horn des Tochtergehäuses zu bilden hat. *St.*, Steinchen, welches in der Umlagerung begriffen ist; 1, 2, 3, 4 u. 5, verschiedene Stadien der Umlagerung dieses Steinchens. Ein Größenvergleich der Pfeile wird das Anwachsen und Abnehmen der bei der Umlagerung wirkenden Kräfte darthun. 5 zeigt die definitive Lage des Steinchens.

ballens nicht folgen; die Adhäsion zwischen Kittsubstanz und Bausteine ist aber so groß, dass sich dann die Kittsubstanz dem Bausteine anlegt, anstatt umgekehrt, und dass das Gehäuse dann an der betreffenden Stelle eine sonst ungewöhnliche Abflachung zeigt (Taf. XXXII, Fig. 42 a und b).

Ist in der geschilderten Weise das Gehäuse des Tochterindividuums fertig gebildet, so löst es sich von seinem Mutterthiere ab und beginnt sein eigenes freies Leben. Das neu entstandene Gehäuse gleicht dem des Mutterthieres in allen wesentlichen Merkmalen.

Um das angesammelte Baumaterial hat sich die in Theilung begriffene Diffugia weiter nicht zu kümmern. Es legt sich, von den kapillaren Kräften gezogen, von selbst der Kittmasse auf, sobald nur die Winkel zwischen Steinchen und Kittmasse klein genug sind, dass die Kapillarkräfte in Wirkung treten können. Steinchen, die bei genügend kleinem Winkel der Kittmasse eine breitere Fläche darbieten, werden stärker angezogen als die kleineren, und sie verschieben dann die kleineren, so dass sich alle neben einander legen wie die Steine eines Mauerwerkes, ohne dass die Diffugia etwas dazu thut.

Sehr große Bausteine können dabei oft der Rundung des Sarkode-

### C. Ein Fall von Regeneration bei *Diffflugia spiralis*.

Die Thatsache, dass die Tochterthiere in Folge der bekannt gewordenen Theilungsvorgänge von Anfang an mit vollständig ausgebildeten Gehäusen ausgestattet sind, an welchen sie nichts mehr zu ändern brauchen, um ihren älteren Artgenossen im Gehäusebau zu gleichen, macht auch eine nachträgliche Vergrößerung, d. h. ein Wachstum des Gehäuses scheinbar unnöthig — ist doch das während der Theilung entstandene Gehäuse allem Anscheine nach genau so groß als dasjenige des Mutterthieres. Es ist nun die Frage, ob das Wachstum der Gehäuse der im Süßwasser lebenden Monothalamien, weil es unnöthig erscheint, auch wirklich nicht existirt? GRUBER hat diese Frage zuerst aufgestellt, und mit geringer Einschränkung bejahen zu dürfen geglaubt; VERWORN aber ist aus seinen Untersuchungen unmittelbar zu dem Schlusse gekommen, dass bei dem Monothalamiengehäuse kein Schalenwachsthum vorkommt.

VERWORN hat Regenerationsversuche mit *Diffflugia urceolata* angestellt und fand, dass Gehäuse, aus welchen Stücke ausgeschnitten waren, nicht regenerirt wurden, obwohl ihre Bewohner nach wie vor weiter lebten wie die anderen Thiere mit unversehrter Schale. Die Diffflugien schienen also durch die stattgefundene Operation nicht gelitten zu haben, und waren trotzdem nicht im Stande die Schäden in ihrem Gehäuse auszubessern. Wenn nun ein Rhizopode kleine Lücken, welche man mit möglichster Schonung des Weichkörpers seinem Gehäuse beigebracht hat, nicht durch Ansatz von neuem Baumaterial ausbessern kann, so wird ihm überhaupt die Fähigkeit abgehen, Steine seinem Gehäuse zuzufügen, d. h. dieses wird auch nicht wachsen können. Dieser Schluss darf zwar Unfehlbarkeit nicht beanspruchen, er kann aber als sehr wahrscheinlich gelten. VERWORN hat ihn sicher nicht ohne Berechtigung aufgestellt. Wenn keine Regeneration stattfindet, wird unbedingt auch das Wachstum der Gehäuse sehr in Frage gestellt.

Auch mir sind ähnliche, künstliche Regenerationsversuche mit *Diffflugia pyriformis* in keiner Weise geglückt<sup>1</sup>. Ich glaube aber, dass dies an den veränderten Lebensbedingungen lag, in welche ich die Thiere nothwendig bringen musste, um sie beobachten zu können. Gerade die Diffflugien scheinen äußerst empfindliche Wesen, die mehr Sorgfalt der Behandlung beanspruchen als man ihnen viel-

<sup>1</sup> Ich habe aber im Ganzen nur etwa 40 Versuche angestellt, da meine Untersuchungen, wie Eingangs bemerkt, damals hauptsächlich den Cystenbildungen galten.

leicht zu bieten im Stande ist. Selbst wenn ich sie mit größter Vorsicht in Uhrschildchen hielt, zogen sie sich nach ein paar Tagen in ihr Gehäuse zurück, ballten sich zusammen und bewegten sich nicht mehr. Man hätte sie für todt halten müssen, obgleich sie es nicht waren; denn selbst Exemplare, die vierzehn Tage so lagen, zeigten, wenn sie zerdrückt wurden, noch Leben in ihrer Sarkode (die zerdrückten Theile der Sarkode führten amöbenartige Bewegungen aus). Ich möchte aus diesem Grunde den Diffflugien selbst für die ersten Tage, wo sie sich in den flachen, zur Beobachtung tauglichen Behältern befinden und scheinbar ganz wie unter normalen Lebensbedingungen herumkriechen, keine ungestörte Lebensweise zuschreiben. So ist es mir z. B. trotz aller Mühe, wie bereits hervorgehoben (p. 520), niemals geglückt, das Ankitten von Quarzstückchen an die Gehäusemündung beobachten zu können, und doch ist kein Zweifel, dass dies gerade zu damaliger Zeit in meinen größeren Kulturen alle Augenblicke geschah. Hatte ich das Glück, ein Thier in Theilung anzutreffen, so zerfiel es in der Regel nach der Theilung; selbst mit der Encystirung kamen sie meist nicht weiter als bis zur Deckelbildung.

Die eben geäußerten Zweifel an der normalen Lebensweise der Beobachtungsthiere würden an und für sich für die Bejahung der Regenerationsfrage wenig leisten. Ich habe aber ein Kanadabalsampräparat, welches, für eine Form wenigstens, nämlich für *Diffflugia* (*Lecqueureusia*) *spiral*is die Regeneration zur unantastbaren Gewissheit erhebt.

Da ich die *Diffflugia acuminata* in Uhrschildchen nicht zum Ankitten von aufgenommenen Steinen bringen konnte, so setzte ich meinen größeren Kulturen farbige Glassplitter zu, um so wenigstens die Aufnahme von Fremdmaterial an dem gefärbten Glase konstatiren zu können<sup>1</sup>. Neben einigen *Diffflugia acuminata*, welche einen oder den anderen gefärbten Glassplitter aufgespeichert hatten, spielte mir aber ein glücklicher Zufall eine *Diffflugia spiral*is in die Hände,

<sup>1</sup> Ich zerrieb rothes Signalglas in einem Reibtiegel unter Wasser und setzte die ganz feinem Sande gleichende Masse den Kulturen zu. Das rothe Signalglas war die einzige, für meine Zwecke brauchbare Glassorte, welche ich in Straßburg ausfindig machen konnte. Andere Glasarten, selbst fast schwarze Sorten, erscheinen unter dem Mikroskope vollständig durchsichtig wie gewöhnliches Fensterglas, so dass die Splitter von den Quarzstückchen nicht zu unterscheiden gewesen wären. Das Signalglas hatte aber den großen Fehler, dass die rothfärbende Masse nur auf einer Fläche eingeschmolzen war, so dass ich unter 1000 Splintern kaum auf einen wirklich gefärbten zählen konnte. Doch war dann dieser eine Splitter niemals mit anderen zu verwechseln; er sah aus, als sei er mit Pikrokarmin gefärbt.



deren ganze eine Seite durch einen einzigen großen dreieckigen Glassplitter hergestellt war (cf. Taf. XXXII, Fig. 44 *a—c* und deren Erklärung in der »Figurenerklärung« p. 549).

Der Glassplitter war so groß, dass von vorn herein ausgeschlossen war, dass sich die Mutterdifflogie etwa mit demselben geschleppt habe. Er maß 0,420 mm in der Länge, und war 0,240 mm breit, während das Gehäuse nur eine Länge von 0,162 mm und eine Breite von 0,132 mm aufwies. Aber selbst, wenn man einer Difflogie die Kraft zutraut, dass sie einen solchen Splitter vor ihrer Gehäusemündung, wo er doch als einarmiger Hebel jedes Bewegungshindernis vielfach vergrößern musste, schleppen könne, so wäre doch ganz unbegreiflich, wie sich ein so großer Splitter in der verhältnismäßig dünnen Kittschicht der Pseudopodien hätte halten können. Er wäre sicher bei der geringsten Bewegung, vor Allem bei dem Vorstülpen des Protoplasma-balls während der Theilung durch den Widerstand des Wassers abgefallen.

Auch könnte der Glassplitter in Folge des Theilungsaktes unmöglich die Lage eingenommen haben, wie sie uns die mit dem OBERHÄUSER'schen Zeichenapparate entworfene Fig. 44 auf unserer Tafel zeigt.

Es ist mir außerdem sehr zweifelhaft, ob *Difflogia spiralis* das Baumaterial für das künftige Tochterthier extrathalam aufspeichert, ich glaube vielmehr, dass hier wie bei *Difflogia urceolata* und *Euglypha* eine intrathalame Aufspeicherung stattfindet, da ich sehr häufig Individuen antraf, welche Steine im Inneren ihrer Sarkode erkennen ließen.

Es bleibt uns also nur die Möglichkeit, dass der Glassplitter zur Ausbesserung eines zufällig entstandenen Schadens in das Gehäusegefüge aufgenommen wurde. Höchst wahrscheinlich habe ich das ursprüngliche Gehäuse des Thieres mit der Glasröhre zerstoßen, mit welcher ich mein Material vom Grunde der Kulturgefäße aufzusaugen pflegte; und es hat dann diesen Schaden mit dem großen Glassplitter wieder ausgebessert.

Über die Art und Weise, wie die Regeneration resp. der weitere Ausbau eines Difflogiengehäuses zu denken ist, vermögen uns unsere Fig. 45 und 46, welche zwei Individuen darstellen, um deren Gehäuse sich aus der Mündung hervorgetretene Protoplasamassen herumgelegt haben, einen Fingerzeig zu geben. Die Zeichnungen sind Kanadabalsampräparaten entlehnt. Das Exemplar der Fig. 45 ist vollständig in einen dünnen, aber zweifellos deutlichen Protoplasmaniel eingehüllt, der erst am Häuserand endigt. Ein kleiner Stein (*st*) ragt aus

der sonst ziemlich glatten Gehäusewand besonders hervor; er ist es vielleicht, zu dessen Einmauerung sich das Protoplasma um das Gehäuse herumgelegt hat. Das Pseudopodium des anderen Exemplars ist bedeutend kürzer und dicker; es hat sich entweder beim Abtöden zusammengezogen, oder wollte sich erst ausbreiten. Ein Steinchen fehlt hier; es kann aber bei der Konservierung von dem Pseudopodium abgefallen sein, da dies sehr leicht eintritt<sup>1</sup>.

#### D. Das Wachstum der Gehäuse mit protoplasmatischer Kittsubstanz.

Nachdem wir den gewichtigsten Grund, welcher für die Unveränderlichkeit der Difflogiengehäuse sprach, für unzutreffend erkannt haben, d. h. die für die Difflogien behauptete Unfähigkeit zu regenerieren, widerlegten und sogar den Weg zeigen konnten, auf welchem die Regeneration ermöglicht ist, wenden wir uns nun zu dem Wachstum der Schalen selbst.

Bei den Rhizopodenformen mit sehr dünner, häutiger Schale, welche sich wie *Lieberkühnia*, *Lecythium*, *Diplophrys* unter Durchschnürung ihrer Schalen theilen, liegt ein nachträgliches Wachstum der getheilten Schalen als unbedingte Nothwendigkeit leicht erkenntlich vor Augen. Stetiges Theilen der Schalen, ohne ein nachträgliches Wachstum derselben, würde zu der absurden Folgerung führen, dass diese Formen von Theilung zu Theilung kleiner würden (und zwar jedes Mal um die Hälfte!!) und ihre frühere Größe principiell nicht mehr erreichen könnten, d. h. bei jeder Theilung würde eine neue Varietät (mit dem Varietätencharakter einer geringeren Maximalgröße) entstehen. Die geschmeidige Hülle, welche dem sich theilenden Weichkörper zu folgen vermag, ist auch mit dem größer werdenden Protoplasmakörper zu wachsen im Stande.

Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich das Wachstum der eben genannten Gehäuse dem weiteren Ausbau eines Theilungsgehäuses von *Difflogia acuminata* gleichsetze, das vorher in einer kuppelförmigen Anordnung der Mündung des Muttergehäuses vorgelagert war. Man lasse die Steinchen, welche der Kittmasse bei *Difflogia acuminata* eingelagert sind, unberücksichtigt, und wir sehen in der Ausdehnung der Kittsubstanz, wie sie im Theilungsakte vor sich geht, das Schalenwachstum der dünnhäutigen Formen.

Ebenfalls ohne Schwierigkeit scheint mir das Wachstum derjenigen Rhizopodengehäuse erklärbar zu sein, deren einzelne Bauelemente, wie man schließen darf, durch einen protoplasmatischen Kitt

<sup>1</sup> Vgl. p. 527, Anm. 2.

zusammgehalten werden. Von den mir näher bekannten Formen sind hierher zu rechnen: *Diffflugia acuminata*, *Diffflugia bicuspidata*, *Diffflugia pyriformis*, *Diffflugia spiralis* und die *Nebela*-Arten. Die Kittsubstanz dieser Gehäuse färbt sich nämlich mit künstlichen Tinktionsmitteln — vorzüglich bei jüngeren Gehäusen, bei älteren erst nach längerer Einwirkung oder wenn die Färbemittel warm angewendet werden — sehr leicht, während die eingelagerten Fremdkörper, Quarkörnchen, Diatomeenpanzer vollständig ungefärbt bleiben. Diese Färbbarkeit weist aber auf protoplasmatische Substanzen hin, was schon BÜTSCHLI für *Diffflugia acuminata* hervorgehoben hat<sup>1</sup>.

Die Thatsache, dass *Diffflugia acuminata* die bereits schon erstarrte Kittmasse, welche vor der Theilung des Thieres die aufgesammelten Steinchen an der Gehäusemündung festhält, durch nachträgliche Einwirkungen des Protoplasmas wieder flüssig und geschmeidig machen kann, wie dies mit dem Eintritte des Theilungsaktes geschieht (vgl. p. 321), beweist uns, dass mit der Erstarrung der Kittmasse das Gehäuse keineswegs späteren umformenden Einwirkungen der Sarkode entzogen ist. Schon dieser Umstand erhebt die Möglichkeit eines nachträglichen Schalenwachsthums zur größten Wahrscheinlichkeit.

Die Kittsubstanz, welche hier zum Gehäusebau verwendet wird, ist eben eine Masse, welche durch bestimmte, vorerst unbekannte Einflüsse des Protoplasmas flüssig und dehnbar gemacht werden kann. Sie erstarrt ohne diese Einwirkungen. Wenn z. B. durch irgend welche pathologische Vorgänge ein Individuum während der Theilung zu Grunde geht, so bleibt das Tochtergehäuse auf dem Stadium stehen, auf welchem es sich zu der Zeit befand, als das Thier starb (d. h. die Steinchen des unfertigen Gehäuses fallen von der Kittmasse nicht ab, obgleich die unter der Kittsubstanz ruhende Sarkode zerfällt)<sup>2</sup>.

Ich fand in meinen Kulturen nicht selten Gehäuse im Theilungsstadium, deren Inneres ausgestorben war. Fig. 44 zeigt einen solchen Fall, wo augenscheinlich zwei konjugirte Diffflugien zwei neue Sprösslinge bilden wollten. In dem einen der konjugirten Thiere ist der Rest einer Cyste bemerkbar, vom Weichkörper ist in keinem der Gehäuse auch nur die Spur zu erblicken. Die Steinchen der Tochtergehäuse waren im Umlegen begriffen und sind auf diesem Wege von der hart werdenden Kittmasse festgehalten worden.

<sup>1</sup> BÜTSCHLI, »Protozoa«, p. 34. in: »BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches«. Leipzig und Heidelberg 1880—1882.

<sup>2</sup> Merkwürdig ist, dass bei der künstlichen Abtödtung einer in Theilung begriffenen Diffflugie die Steinchen von der Kittmasse abfallen, während sie also nach obigen Auseinandersetzungen haften bleiben, wenn das Thier von selber abstirbt, oder wenn während der Abtödtung seine Körpersarkode mit der Kittmasse nicht in unmittelbarer Berührung stand.



Es ist auffallend, dass sich gerade unter den genannten abgestorbenen Theilungsstadien sehr viel abnorme und nur sehr wenig normale finden. Außer dem eben mitgetheilten Beispiele fand ich mehrere Exemplare, die statt eines Tochtergehäuses deren zwei zur Ausbildung bringen wollten. Die Gehäuse waren noch nicht halb ausgebildet, als die Mutterthiere zu Grunde gingen; das beweist die Stufe, auf welcher die Tochtergehäuse stehen geblieben sind. Wohl eine neue Stütze für die Annahme, dass solche außergewöhnliche Theilungserscheinungen mit dem Tode des Mutterthieres zu enden pflegen<sup>1</sup>.

Auch mit dem höheren Alter der Kittmasse hört aber ihre Lösbarkeit durch protoplasmatische Einwirkungen nicht auf. Hierfür habe ich zwei untrügliche Beweise anzuführen:

1) muss die, in eine extrathalame Dauercyste eingeschlossene *Diffugia bicuspidata* (Taf. XXXII, Fig. 40) nothwendigerweise ihre allseitig geschlossene, enggemauerte, kuglige Steinzelle wieder aufzulösen im Stande sein, wenn sie ihre Cyste verlassen soll.

2) kommt es vor, dass eine *Diffugia acuminata*, welche lange Zeit in eine Dauercyste eingeschlossen war, diese durchbricht und aus dem vorgelagerten Steinmaterial, welches als fester Deckel gedient hatte, ein neues Gehäuse aufbaut, d. h. sich unmittelbar nach dem Aufbrechen der Cyste<sup>2</sup> theilt.

Wir sehen also, dass der Gehäusekitt unserer Diffugiengruppe zu ganz verschiedenen Zeiten durch protoplasmatische Einflüsse wieder erweicht werden kann. Es liegt also kein Grund vor, den genannten Formen die Fähigkeit einer nachträglichen Vergrößerung ihres Gehäuses abzusprechen.

Da ich das Wachsthum der Gehäuse selber nicht beobachten konnte, so führe ich nachstehende weitere Thatsachen an, welche nur durch ein nachträgliches Schalenwachsthum erklärt werden können.

1) Die in der Nähe der Mündung gelegene Kittsubstanz färbt sich in der Regel stärker als die weiter nach hinten gelegenen Theile derselben. Jüngere Kittsubstanz färbt sich leichter als ältere (cf. oben p. 520 u. 527); daher dürfen wir die der Mündung nahe gelegenen Theile der Gehäuse als jüngere Bestandtheile ansehen (Taf. XXXII, Fig. 47).

2) Die Mündung selbst ist bei *Diffugia spiralis*, *Diffugia pyriformis* und *Diffugia acuminata* sehr häufig gekerbt, indem

<sup>1</sup> GRUBER, »Theilungsvorgang von *Euglypha*«. a. a. O. p. 437.

<sup>2</sup> *Diffugia acuminata* schließt sich innerhalb ihres Gehäuses in eine Chitin(?)cyste ein, während *Diffugia bicuspidata* keine chitinige Hülle bei der Encystirung ausscheidet, sondern sich bloß in die mehrfach erwähnte, extrathalame Steinzelle einmauert.

ihr Rand durch die äußersten Gehäusesteine gebildet wird und dadurch ein zackiges Aussehen erhält. In anderen Fällen dagegen werden diese Kerben durch ganz kleine Steinchen, welche der Kittsubstanz ein chagrinartiges Aussehen verleihen, ausgefüllt. Die Mündung wird dadurch ganzrandig. Die Mündungen mit gekerbten Rändern sind unfertige, im Wachsthum begriffene; diejenigen mit glattem Rande haben im Wachsthum Halt gemacht. Unsere Fig. 47 zeigt einen gekerbten Mündungsrand von *Diffugia spiralis*. Der ganze Mündungstheil der Schale hat sich außerdem stark gefärbt, während der hintere Theil des Gehäuses nur einen leichten Schimmer von Färbung erkennen lässt.

3) Das Verhältniß zwischen der Länge des Halses und der übrigen Gehäuselänge ist bei *Diffugia spiralis* ein äußerst schwankendes (vgl. die Tabelle auf p. 546, Anhang Nr. 2). Oft ist der Hals kaum ausgebildet; in anderen Fällen ist er wieder auffallend lang: im Fall Nr. 4 unserer Tabelle nimmt der Hals nur  $\frac{1}{14}$  der gesammten Gehäuselänge für sich in Anspruch; im Fall Nr. 2 dagegen erreicht er über  $\frac{1}{4}$  der Längenausdehnung des Gehäuses. Die langen Häuse sind jedenfalls durch Anlagerung von neuen Steinen aus den kurzen entstanden<sup>1</sup>.

4) Bei den Nebeliden färbt sich der Mündungstheil der Schale bei Zusatz von Jod sehr häufig dunkelbraun, während die anderen Schalenpartien gänzlich ungefärbt bleiben.

Ogleich ich diese auffällige Erscheinung nicht zu erklären im Stande bin, weist sie doch jedenfalls auf neu angebaute Theile der Schale hin. Die jüngere Kittsubstanz scheint noch protoplasmatisch zu reagiren, während die ältere und starr gewordene dies nicht mehr thut. (Die protoplasmatische Masse wird vielleicht beim Erstarren so dicht, dass Jod nicht mehr in sie hineinzudringen vermag; auch die Färbbarkeit nimmt ja, wenn auch nicht in so schroffer Weise mit dem Alter resp. dem wahrscheinlichen Dichterwerden der Kittsubstanz ab.) Interessant wäre es, das Verhalten einer eben erst entstandenen Schale in dieser Beziehung zu ermitteln. Wenn meine Auffassung richtig ist, müsste hier eine totale Braunfärbung eintreten.

Wie sich die anderen hierher gezählten Formen in Bezug auf dieses Reagens verhalten, habe ich nicht ermitteln können, doch zweifle ich nicht, dass auch hier dieselbe Erscheinung eintritt<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Hier muss weiter noch erwähnt werden, dass sonst überall, wo spiralige Bildungen in der Natur auftreten, diese immer durch Wachsthumsvorgänge hervorgerufen sind. Bei dem Leugnen eines nachträglichen Schalenwachsthums blieb demnach die spiralige Windung des Gehäuses von *Diffugia spiralis* ohne Verständniss (vgl. auch BÜTSCHLI, l. c. p. 485).

<sup>2</sup> Ich suchte vermittels der Cellulosereaktionen die eventuell pflanzliche Natur

5) Bei den Nebeliden ist der Rand der Gehäusemündung in derselben Species oft umgebogen, oft gestreckt. Wo der umgebogene Rand fehlt, scheint das Wachsthum noch nicht abgeschlossen.

6) Man trifft sehr häufig (vor Allem bei *Diffugia acuminata* und *Diffugia pyriformis*) solche Gehäuse, deren Bausteine weit aus einander gedrängt und durch breitere Flächen von Kittmasse verbunden sind, als man bei den eben erst während der Theilung entstandenen Tochtergehäusen anzutreffen pflegt. Ich halte derartige Exemplare für solche, welche durch nachträgliches Aufweichen und Ausdehnen der Kittmasse ihr Gehäuse vergrößert haben (Taf. XXXII, Fig. 3).

Die in der Kittmasse eingelagerten Steinchen hindern eben eine Ausdehnung der Kittmasse nicht, sie würden nur einer Kontraktion derselben im Wege sein; deshalb vermögen sich die jetzt besprochenen Formen nicht wie die früher beschriebenen *Lieberkühnia*, *Diplophrys* etc. durch einfache Durchschnürung der Schale zu theilen, wenn sie auch noch wie jene Formen zu wachsen im Stande sind.

Außer diesem Wachsthum der Schalen scheint bei dieser Gruppe aber auch gelegentlich eine Erneuerung der Schale von innen her stattzufinden. Bei *Diffugia spiralis* fand ich mehrere Male unter der Gehäusewandung eine starke Membran, in welche Steine eingelagert waren, so dass unter dem augenblicklichen Gehäuse ein neues vorgebildet war.

Auch das regenerirte Exemplar auf dem dreieckigen Glassplitter hat unter seiner Steinwand ein zweites Gehäuse angelegt. Dieses ist ganz häutig und enthält keine Steine eingelagert (Taf. XXXII, Fig. 14 c, i Geh). Vermuthlich war das Thier durch die Unförmlichkeit des Glassplitters an der Aufnahme von Steinen gehindert, so dass es nur ein häutiges Gehäuse aufzubauen im Stande war, um sich von dem störenden regenerirten Gehäuse zu befreien. Es kommt ohnedies bei *Diffugia spiralis* vor, dass auch freilebende Individuen ein häutiges, nicht durch Fremdkörper verstärktes Gehäuse aufweisen.

Das alte Gehäuse wird jedenfalls durch das, unter protoplasmatischen Einflüssen erweichte und unter Aufblähung der Sarkode aufgetriebene, innere Gehäuse gesprengt und seine Trümmer werden abgeworfen<sup>1</sup>.

der Stäbchen festzustellen, welche die Nebelidengehäuse zusammensetzen, ein Versuch, der ohne Erfolg blieb, aber die oben mitgetheilte Beobachtung veranlasste. Andere *Diffugienschalen* konnte ich wegen damals bevorstehenden Wohnortswechsels in dieser Beziehung leider nicht mehr untersuchen.

<sup>1</sup> Das äußere, alte Gehäuse, ist durch das Vorhandensein des inneren, neuen Gehäuses natürlich den Einwirkungen der Sarkode entrückt.



Von *Diffugia acuminata* und *Diffugia pyriformis* habe ich öfters Thiere gefunden, denen die Reste alter Gehäuse noch anhafteten (Taf. XXXII, Fig. 19).

### E. Muthmaßliches Wachsthum der Arcellidenschalen.

Ich hatte im Juli 1889 eine größere Zahl von Arcellen längere Zeit in einem Uhrschildchen am Leben erhalten, als mir bei drei Exemplaren eine tiefgehende Einschnürung im Gehäuse auffiel, welche vom Rande aus in radiärer Richtung nach der Achse des Gehäuses lief, ohne diese jedoch ganz zu erreichen (Taf. XXXII, Fig. 21). Die Thiere selbst hatten sich in ihr Gehäuse zurückgezogen und schienen so wenig zu Bewegungen geneigt, dass ich sie in der Mitte des Uhrschildchens zusammenschieben konnte, ohne besorgt sein zu müssen, dass sie sich mit den anderen wieder vermischen und mir so die Feststellung ihrer Identität erschweren würden<sup>1</sup>. Ich wollte sie nicht aus den Uhrschildchen herausnehmen, weil sie sich schon verhältnismäßig lange in ihm gehalten hatten und ich sonst oft genug jede Veränderung in den Kulturen mit dem Eingehen derselben hatte büßen müssen.

Die Einbuchtungen erweckten ganz den Eindruck als sollten sie das Gehäuse in zwei Stücke scheiden und ich dachte, so befremdend mir ein solcher Vorgang auch gewesen wäre, zuerst an eine Theilung durch Durchschnürung des Gehäuses. Ich war daher sehr überrascht, als ich am andern Morgen, die drei Arcellen scheinbar ganz normal wieder fand. Die Einbuchtungen in den Schalen waren verschwunden, nur der Schalenumfang, so fiel mir auf, war größer geworden.

Ich habe leider Arcellen mit solchen Schalen nicht wieder gefunden, da sich diejenigen meiner Kultur encystirten oder zu Grunde gingen. Ich kann also nicht durch Angabe der Maße erhärten, was ich damals gesehen zu haben glaube.

Will man eine annehmbare Erklärung dieser sehr wahrscheinlichen Wachstumsweise der Arcellaschale zu geben versuchen, so muss man sich vorerst die Struktureigenthümlichkeiten dieser Rhizopodenschale vergegenwärtigen.

BÜTSCHLI<sup>2</sup> schildert den Bau der Arcellaschale folgendermaßen:

»Die Schalenwandung zeichnet sich einmal dadurch aus, dass sie

<sup>1</sup> Die Uhrschildchen wurden durch eine Kapillarleitung mit Wasser versorgt. cf. RUMBLER, »Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda«. Diese Zeitschr. Bd. XLVI, p. 531.

<sup>2</sup> BÜTSCHLI, »Protozoa«. in: »BRONN's Klassen u. Ordnungen des Thierreichs«. Bd. I, p. 20.

zwei über einander gelagerte Schichten unterscheiden lässt, eine dünnere, innere, welche keine Strukturverhältnisse zeigt und eine dickere, äußere, welche von der Fläche betrachtet eine feine retikuläre Zeichnung erkennen lässt, deren einzelne hexagonale Feldchen in ihrer Anordnung die auf der Rückenseite von Taschenuhren gewöhnlich angebrachte Zeichnung wiedergeben. Es rührt dieselbe davon her, dass in der äußeren Schicht zahlreiche, hexagonale (wohl mit Flüssigkeit gefüllte) Hohlräume dicht zusammenstehen. Zuweilen lässt sich ein Zerfall der äußeren Schicht in diesen Hohlräumchen entsprechenden Prismen beobachten, woraus also eine Zusammensetzung der äußeren Schicht der Arcellaschale aus zahlreichen kleinen, hexagonalen hohlen Prismen sich ergibt, welche den Plättchen anderer Formen (Euglypha) wohl an die Seite gestellt werden dürfen.«

Ich muss zu dieser Beschreibung hinzufügen, dass sich auch die Arcellaschalen durch Tinktionsmittel färben lassen, dass also auch bei ihnen die Annahme eines protoplasmatischen Kittes gerechtfertigt scheint. Ich konnte zwar bei den Färbungsversuchen nicht sicher feststellen, ob sich beide Schichten der Schale gefärbt hatten, oder bloß die untere; für unsere Zwecke ist aber auch die chemische Natur der Prismenschicht ganz gleichgültig; für uns gelten die einzelnen Prismen nur als Verstärkungsmittel und können desshalb den anderartigen Festigungsmaterialien anderer Schalen, z. B. den Steinchen der Diffugien etc., gleich gesetzt werden.

Die Bildung der Wachsthumsfalte wäre meiner Ansicht nach folgendermaßen aufzufassen:

Der Arcelleib ist innerhalb seiner Schale allmählich so angewachsen, dass er durch ein Zusammenballen (vielleicht auch durch Aufblähen wie bei der Theilung) die Schale an einer Stelle zum Bersten bringt. An den Rändern des auf diese Weise entstandenen Schalenrisses setzt dann die Arcella neue Schalenmasse an (Prismen und protoplasmatische Kittmasse). Die neue Schalenmasse wird in Form einer nach Innen geschlagenen Falte angelegt, weil die alten Schalen-theile vorerst noch zu fest sind, um nachgeben zu können.

Das spätere Ausschieben der Falte ließe sich dann in folgender Weise erklären:

Es mag nun eine gleichzeitige Erweichung der gesamten protoplasmatischen Kittmasse (der alten wie der neu ausgeschiedenen) des Gehäuses eintreten; die Falte wird ausgeschoben werden, dabei wird der Sarkodeleib jedenfalls die äußere Form einer regulären Schale annehmen — die protoplasmatische Kittmasse dringt hierauf jedenfalls

zwischen die einzelnen in ihrer Lage nur wenig veränderten Prismen hinein, und löthet sie erstarrend in der neuen Lagerung fest.

Nach dem Festwerden der Kittmasse ist hiermit die frühere Schallengestalt trotz der neu hinzugekommenen Gehäusesubstanz wieder hergestellt, ohne dass von dem Vorgange des Wachsthum's eine andere Spur als die Größenzunahme zurückgeblieben ist.

Über diese kurzen Andeutungen darf ich bei den mir wohlbewussten Lücken meiner Beobachtung nicht hinausgehen; ich erlaube mir aber hier auf eine bei LEIDY a. a. O. auf Taf. XXX, Fig. 7 u. 8 abgebildete *Arcella* aufmerksam zu machen, deren sonst konkav nach innen gebogene Oralfläche durch die Bildung einer großen, kugligen Cyste, konvex nach außen gedrängt worden ist. Also auch hier ein Auswärtsdrängen eines vorher nach innen geschlagenen Wandtheiles, auch hier die Überwindung neuer Spannungsverhältnisse, — wahrscheinlich — durch eine nachträgliche Erweichung der Gehäusekittmasse in Folge protoplasmatischer Einwirkungen.

CLAPARÈDE und LACHMANN<sup>1</sup> haben für die *Arcellen* fernerhin eine Art der Häutung beschrieben, welche hier — obgleich sie kein eigentliches Schalenwachsthum darstellt, da es sich dabei um eine ganz neu gebildete also nicht um die ursprüngliche Schale handelt — erwähnt werden soll, weil sie dem *Arcella*-Individuum noch eine andere Möglichkeit sichert, sich in den Besitz einer größeren Schale zu setzen, in welcher seine Leibesmasse sich ungehindert vergrößern kann. Der *Arcellaleib* tritt nach den Beobachtungen der beiden Forscher zur Hälfte aus der Schalenmündung hervor, baut sich gerade wie bei der Theilung ein neues Gehäuse auf, wandert hierauf ganz in die eben gebildete Schale über und wirft die alte ab.

Es liegt auf der Hand, dass ein größeres Thier bei sonst gleichen Verhältnissen auch eine größere Schale aufbauen wird als ein kleines Thier derselben Art. Wir brauchen also bloß anzunehmen, dass der Sarkodeleib einer *Arcella*, welche eine neue Schale beziehen will, in seiner alten Schale gewachsen ist, um zur Überzeugung zu gelangen, dass die neubezogene Schale größer sei als die alte war<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Vgl. BÜTSCHLI, »Protozoa«, p. 130.

<sup>2</sup> Es ist jedoch hierbei in Anschlag zu bringen, dass bei der Theilung nur halb so viel des Weichkörpers in die Schale mit kommt, als die Schale in Anbetracht des ungetheilten Mutterthieres fassen kann. Thiere aber, welche sich eben erst getheilt haben, werden kaum im Stande sein den Häutungsprocess durchzumachen, da es ihnen voraussichtlich an dem hierzu nothwendigen Schalenmaterial fehlen dürfte. Sollte dies dennoch eintreten, so müsste natürlich die neue Schale kleiner werden als die alte war — kein Nachtheil für das Thier, da es ja nach unseren früheren Ausführungen die neue Schale späterhin wieder beliebig vergrößern kann.



Es muss hinzugefügt werden, dass dem von CLAPARÈDE und LACHMANN mitgetheilten Häutungsprocess leicht eine Verwechslung mit dem damals noch unbekannten Theilungsprocess zu Grunde liegen könnte; ich habe aber bei *Centropyxis* (p. 540) ganz neue Gehäuse gesehen an deren Mündung alte, vernarbte, leere Schalen hingen, welche ich mir nur als während der Häutung abgeworfene erklären konnte.

Ich erwähne hier noch, dass der Zusammenhang zwischen Gehäuse und dem dasselbe bewohnenden Rhizopoden nicht ein so enger und unlösbarer ist, dass hierin eine Schwierigkeit für die Annahme der Überwanderung in das neugebildete Gehäuse entstände. Wir haben oben schon von *Diffugia bicuspidata* (p. 548) gehört, dass diese Form bei der Encystirung aus ihrem Gehäuse heraustritt, und sich vor demselben also nicht innerhalb desselben encystirt. Einen noch schlagenderen Beweis hierfür kann ich wiederum für *Arcella* anführen.

In einem meiner Uhrschildchen, welches Arcellen enthielt und dessen Inhalt durch Bakterienhaufen milchartig trübe geworden war, quollen sämtliche Arcellen aus ihren Gehäusemündungen hervor, so dass sich nur noch ein Kugelabschnitt ihres Körpers im Gehäuse befand, der übrige Theil der Schale aber frei von Sarkode war (Taf. XXXII, Fig. 20a).

In der Folge ließ ein Thier von seinem Gehäuse ganz ab und fiel auf den Grund des Uhrschildchens, wo es bald Pseudopodien, wie eine Amöbe auszuschicken begann (Taf. XXXII, Fig. 20 b, c u. d). Um die Untersuchung zu erleichtern und eventuell die Ausscheidung einer neuen Schale beobachten zu können, ersetzte ich das durch die Bakterien getrübe Wasser durch frisches Regenwasser.

Die Folge davon war, dass sich alle anderen Arcellen wieder in ihr Gehäuse zurückzogen und wie normale Thiere weiter lebten; das eine Exemplar aber, welches sich von seinem Gehäuse losgelöst hatte, lebte noch drei Tage (2.—4. Juli), Pseudopodien ausschickend wie eine Amöbe, ohne sich jedoch viel von seinem Platze zu bewegen. Während dieser Zeit hatte es sich in einem und demselben Gesichtsfelde gehalten. Am 4. Tage war das Gesichtsfeld leer, ich konnte das Thier nicht wieder auffinden. Eine stark getrübe, kuglige Masse, welche an einer anderen Stelle lag, und um welche sieben kleine Amöben herumkrochen, konnte ich nicht mit Sicherheit als den Abkömmling der ursprünglichen *Arcella* konstatiren. Ich muss daher die Frage offen lassen, welches Ende die Auswanderung der *Arcella* aus ihrem Gehäuse gefunden hat; interessant blieb mir nur, dass ein Rhizopode unter gewissen, wenn auch vielleicht pathologischen Bedingungen selbst, ohne die Eingriffe operirender Hände, den Zusammenhang mit seinem

Gehäuse aufzugeben vermag und ohne Gehäuse einige Tage weiter leben kann. Dazu eine Arcella, welche bei dem Aufbau der Schale, wie wir oben von BÜRSCHLI gehört haben, so Bedeutendes leisten muss und wo wir uns besonders dazu berechtigt hätten fühlen können, einen untrennbaren Zusammenhang zwischen Gehäuse und Weichkörper anzunehmen<sup>1</sup>.

Es könnte ferner die Frage aufgestellt werden, ob denn überhaupt ein Rhizopode ein ganz neues Gehäuse aufbauen kann, ohne dass sich hierbei sein Weichkörper theilen muss.

Diese Frage muss bejaht werden. SCHEWIAKOFF hat bei seinen Untersuchungen über die Theilung von *Euglypha* einen Fall beobachtet, wo ein Thier ein Gehäuse aufbaute, ohne dass hierauf eine Theilung des Thieres selbst erfolgt wäre. Auch die Abstoßung eines Kerntheilstückes, wie sie unter ähnlichen Umständen BLOCHMANN bei derselben Form beobachtet hat, fand bei diesem Vorgang nicht statt. Die *Euglypha* zog sich nach dem Aufbau des neuen Gehäuses in ihre alte Schale zurück und warf die eben gebildete, neue, wieder ab; doch darf man in diesem Verhalten höchst wahrscheinlich etwas Außergewöhnliches, wenn nicht Pathologisches erblicken, und für den normalen Verlauf annehmen, dass die *Euglypha* ihr neugebautes Gehäuse bezieht und ihr altes abwirft. Jedenfalls beweist uns die Beobachtung SCHEWIAKOFF's, dass das Bedürfnis zum Aufbau eines Gehäuses nicht nothwendig mit dem Bedürfnis der Theilung zusammenhängt<sup>2</sup>; eine That-sache, die sowohl für die Annahme des nachträglichen Wachstums

<sup>1</sup> Es ist nach dem, in den vorhergehenden Erscheinungen analogen Verhalten der anderen Arcellen kein Zweifel, dass der aus der Schale ausgetretene Weichkörper wirklich einer Arcella angehörte und nicht etwa eine Amöbe war, welche sich zufällig in das Gehäuse verirrt hatte. Gerade die leeren Rhizopodengehäuse werden zwar sonst von allen möglichen mikroskopischen Thieren als Schutzort etc. aufgesucht. So fand ich z. B. *Lacrimaria* sp. sehr häufig in den Gehäusen von *Diffugia acuminata* sitzen. Ihr Körper passte in die Gehäuse, als wenn sie sich dieselben selbst erbaut hätten, nur ihr langer Hals ragte aus demselben hervor und schlängelte, Nahrung suchend, in den Detritusmassen umher. Ich habe damals nicht eine einzige freie *Lacrimaria* gesehen; sie hatten sich alle in die leeren Gehäuse von *Diffugia acuminata* zurückgezogen. Außerdem wurden die verschiedenen Gehäuse sehr viel von *Chaetonotus*, Räderthieren, kleineren Nematoden etc. aufgesucht; auch die Eier dieser Thiere fanden sich des öfters in den Gehäusen vor.

<sup>2</sup> Wenn der Kern hierbei vorübergehend dieselbe Beschaffenheit annimmt wie in den einleitenden Stadien der Theilung, so ist damit noch keineswegs bewiesen, dass wirklich eine Theilung angebahnt werden sollte. Es lässt sich aus jener Erscheinung vielmehr nur entnehmen, dass der Kern gewisse Strukturveränderungen erleidet, sobald neue Schalensubstanz irgendwo angesetzt werden soll.

der Rhizopodenschalen als für die Annahme des Häutungsprocesses bedeutend in das Gewicht fällt.

Wir halten also an dem Häutungsprocess der *Arcella* fest und nehmen ihn auch für *Euglypha* in Anspruch. Hier ist ihm möglicherweise allein die Aufgabe zugefallen, die Herstellung größerer Schalen zu vermitteln; denn es lässt sich schwer denken, wie die *Euglypha* durch Einsetzen von Wachstumsstreifen wachsen sollte. Die einzelnen Schalenplättchen sind so breit, dass ohne Gefährdung des Zusammenhaltes der Schale keine neuen eingesetzt werden können. Es darf aber nicht vergessen werden, dass der Kitt, welcher die einzelnen Plättchen zusammenhält, ebenfalls protoplasmatischer Natur sein und eben so das Gehäuse durch Dehnung der Kittsubstanz vergrößert werden kann wie bei *Diffugia pyriformis*<sup>1</sup>. Ein solches Wachstum müsste sich dadurch kund geben, dass bei den gewachsenen Exemplaren die einzelnen Plättchen nicht so dicht bei einander stehen könnten als bei jugendlichen Gehäusen. Ich habe leider unter meinem konservierten Material bloß zwei *Euglyphen* aufgefunden, so dass ich zur Beantwortung dieser Frage nichts beitragen kann.

#### F. Wachstum der Gehäuse von *Centropyxis aculeata* (Chitingehäuse).

Wie bei *Arcella* können wir auch bei *Centropyxis* zwei Schichten der Schale konstatiren. An unversehrten Gehäusen sind diese beiden Schichten nur sehr schwer oder überhaupt nicht von einander zu unterscheiden. Es finden sich aber hier und da ältere Gehäuse, bei denen, ähnlich wie es BÜTSCHLI von *Arcella* beschrieben hat, Stücke der äußeren Schicht losgeschürft sind, so dass die untere Schicht zu Tage getreten ist.

Die äußere Schicht ist sehr dünn und meistens braungelb, rothbraun oder dunkelbraun gefärbt; in ihr finden sich Fremdkörper wie kleine Steinchen, Diatomeenpanzer etc. eingelagert; sie besteht aus Chitin.

Die untere Schicht lässt sich mit Tinktionsmitteln färben und besteht daher wahrscheinlich aus protoplasmatischer Kittsubstanz. Sie sieht da, wo sie durch Abschürfungen freigelegt ist hellgelb, grau bis graugelb aus und sticht so gegen die ausgesprochene braune Färbung der chitinösen Schicht, namentlich bei älteren Gehäusen, wo die Ab-

<sup>1</sup> Gerade die Thatsache, dass die Kieselschalen der Süßwasserrhizopoden, so weit bekannt ist, immer aus einzelnen Plättchen (*Euglypha*, *Quadrula*) und nie aus einer in sich zusammenhängenden Kieselmasse bestehen, legt die Vermuthung nahe, dass eine solche solide Kieselabscheidung unterblieben sei, um der Schale die Möglichkeit eines nachträglichen Wachstums nicht zu nehmen.



schürfungen am häufigsten sind, deutlich ab (Taf. XXXII, Fig. 22). Die freigelegte Oberfläche der unteren Schicht hat ein chagrinartiges Aussehen, jedenfalls der negative Abdruck der unteren Seite der Chitinschicht.

Wir finden also bei *Centropyxis* und jedenfalls auch bei den anderen Süßwasser-Monothalamien mit chitinöser Schale keinen nach Art der Arcellaschale complicirten Bau der Gehäuse, sondern erkennen eine einfache chitinöse Schicht und eine unter ihr gelagerte protoplasmatische Kittmasse. Chitin kann aber nach allen Erfahrungen nicht mehr durch organische Einflüsse gelöst werden, wenn es einmal ausgeschieden ist. Ist hier also ein nachträgliches Wachstum des Gehäuses ausgeschlossen? Nein, durchaus nicht.

Das Wachstum findet hier in derselben Weise statt, wie wir es aus dem Verhalten der bei *Diffugia acuminata* vorgelagerten Steinchen für andere Formen erschließen und in seinen Folgen erkennen konnten. Die protoplasmatische Kittmasse wird gelöst und wahrscheinlich durch Aufblähung der unter ihr liegenden Sarkode ausgedehnt; die chitinige Substanz kann dabei den Dehnungen nicht folgen; sie reißt daher und ihre Stücke werden durch die sich zwischenlagernde Kittsubstanz aus einander gedrängt. Nur dadurch, dass durch die Kittsubstanz hindurch auf irgend eine, mir unbekannt gebliebene Weise wieder Chitin ausgeschieden wird, welches von dem älteren wenig verschieden ist, werden die entstandenen Wachstumsnarben mehr oder weniger verdeckt; manchmal aber sind sie deutlich zu erkennen.

Wenn ich in dieser Abhandlung historisch hätte vorgehen wollen, so hätte ich mit dem Wachstum der *Centropyxis*schalen beginnen müssen, denn hier erkannte ich das Vorhandensein des Wachstums zuerst an den hinterlassenen Spuren.

Untersucht man eine größere Anzahl von *Centropyxis*schalen, so wird man bei einigen noch deutlich die Wachstumsnarben erkennen können, sei es, dass die zwischengeschobenen Streifen durch ihre Armuth an Einlagerungen gegen die ältere Chitinschicht abstechen (auch umgekehrt), sei es dass die Chitinschicht des neuen Wachstumsstreifens dünner und daher heller ist, als die alte Chitinhülle war (Taf. XXXII, Fig. 24), oder endlich, dass sich die älteren Partien des gewachsenen Gehäuses durch einen dichten Ansatz von Bakterien etc. auszeichnen, während die jüngeren noch davon frei geblieben sind (Taf. XXXII, Fig. 27).

Fig. 24 zeigt ein Exemplar, welches eben sein Gehäuse durch Einlagerung eines neuen Wachstumsstreifen vergrößert hat (*aS*, alte Schale; *R*, Riss der Chitinhülle, *nS*, neu eingeschobenes Gehäusestück).

Durch genaueres Studium der vorliegenden Verhältnisse konnte ich ermitteln, dass anfänglich das hintere Ende der Centropyxischalen, also der Theil der Schale, wo die Stacheln angeheftet sind, im Wachsthum dem vorderen vorausgeht, und dass sich späterhin beide im Wachsthum abwechseln.

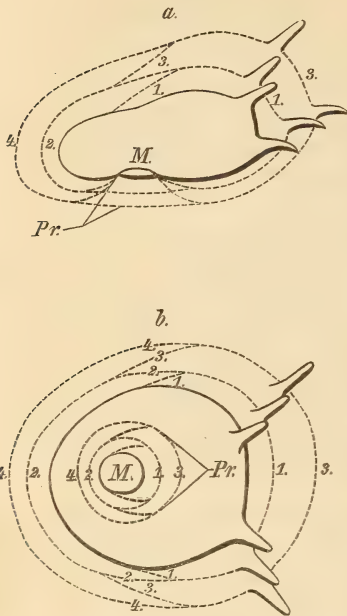


Fig. II. Schema zur Erläuterung des Wachstums einer Centropyxischale. *a*, Vertikalprojektion; *b*, Horizontalprojektion der wachsenden Schale. Die punktirten Linien geben die Umrisse des Gehäuses nach den einzelnen Wachstumsperioden an. Die Reihenfolge der zur Ausdehnung gelangten Gehäusethelle ist durch die Zahlen bezeichnet. Hinterer und vorderer Theil der Schale wechseln im Wachsthum ab. Will man die Gestalt des Gehäuses nach einer bestimmten Periode (etwa der vierten) aus dem Schema ersehen, so ist der Wachsthumssatz der vorhergehenden Periode hinzuzunehmen (also punktirte Linie 4 u. 3, Gestalt der Schale nach ihrer vierten Wachstumsperiode). *Pr*, Pylomröhre; *St*, Stacheln des Gehäuses, welche bei dem Wachsthum desselben in der Regel nicht mit vergrößert werden.

Sehr kleine Centropyxischalen haben in der Regel ein stark bauchig aufgetriebenes Hinterende, während sie nach vorn zu, wo die Mündung liegt, sehr spitz zulaufen, oft sogar dellenartig eingetrieben sind. Die Mündung des Gehäuses liegt hier manchmal geradezu terminal.

Bei größeren Gehäusen findet sich auch der vordere Theil weiter aufgetrieben und damit im Verein rückt die Gehäusemündung dem Centrum der Schale, das sie aber auch bei den größten Exemplaren nie ganz zu erreichen scheint, immer näher (vgl. Holzschnitt im Text II).

Nachdem das hintere Ende der Schale erweitert ist, wird das vordere ausgedehnt, unsere schon citirte Fig. 24 mag hiervon ein Zeugnis ablegen.

Der vorgeschobene erweiterte Schalenthail bleibt dabei mit seiner Basis nicht in der Ebene des anderen Schalentheiles stehen, welcher im Wachsthum gerade Halt gemacht hat, sondern neigt sich über dieselbe hinaus (vgl. Holzschnitt II). Es

ist hier also schon eine Andeutung des cyklischen Wachstums gegeben, wie es bei *Diffugia spiralis* vorliegt, nur dass es hier nicht auf eine Richtung beschränkt ist, sondern in allen Meridianrichtungen zu erfolgen pflegt.

Bei dem Wachsthum des Vorderendes wird natürlich

auch das Hinterende des Gehäuses in Mitleidenschaft gezogen und umgekehrt. Die neuen Druckverhältnisse rufen in dem nicht direkt wachsenden Schalentheile oft Falten hervor, die dem Beobachter auffallen müssen. So findet sich z. B. sehr häufig eine Falte, welche den hinteren bauchigen Theil vom vorderen trennt und in dem Rande der Mündung verläuft (Taf. XXXII, Fig. 27 F). Oft laufen die neu eingesetzten Schalenstücke vom Vorderende in den hinteren Theil der Schale hinein, wie ja überhaupt die Unterscheidung zwischen vorderem und hinterem Gehäusetheil eine mehr willkürliche ist, die nur aus Bequemlichkeit eingeführt wurde.

Dadurch, dass der wachsende Theil sich über seine frühere Basis hinauschiebt, kommt die ursprüngliche Gehäusemündung immer tiefer zu liegen. Es entsteht somit eine mehr oder weniger lange Pylomröhre, an deren innerem Ende die primäre Gehäusemündung liegt, während ihr äußerer Rand durch die neuen Gehäusethile gebildet wird, welche durch das Wachsthum hinzugekommen sind (Taf. XXXII, Fig. 23 u. 29 Pr; Holzschnitt II, Pr). Die Pylomröhre wird oft durch Balken, welche nach der Decke des Gehäuses hinlaufen, gestützt.

Die ältesten Theile des Gehäuses hat man allem Anscheine nach an der Basis der Stacheln zu suchen. Die Stacheln selbst scheinen bei dem sekundären Wachsthum in der Regel nicht weiter vergrößert zu werden. Die meisten kleinen Gehäuse zeichnen sich durch sehr lange Stacheln aus, während die meisten großen Gehäuse auffallend kleine Stacheln haben, welche nicht größer sind als die Stacheln der kleinsten Gehäuse. Immer trifft dies jedoch nicht zu, so dass eine sekundäre Stachelbildung möglich bleibt, wenn sie auch selten eintritt.

Nach dem bisher Mitgetheilten muss das Schalenwachsthum der Monothalamien des süßen Wassers als ein periodisches, nicht kontinuierlich verlaufendes angesehen werden, d. h. ein Gehäuse kann längere Zeit jedes Wachsthum entbehren, um es dann wieder unter gewissen Bedingungen schnell auszuführen. Dabei werden die einzelnen Stadien des Wachsthumaktes so in einander greifen, dass sie sich schwer werden beobachten lassen. Der Sarkodeleib wird schon während des Aufblähens die neue Gehäusesubstanz, welche man sich als schwerflüssige Masse nach früherer Erfahrung zu denken hat, an ihrer gesammten Oberfläche ausscheiden. In den ersten schmalen Riss wird dann gleich die Kittsubstanz eintreten und seinem weiteren Verlaufe folgen, so dass die Risse durch die eingetretene Kittsubstanz dem Auge leicht entgehen und der Zusammenhalt des Gehäuses auf diese Weise nie gefährdet werden kann.

Da aber in die chitinige Masse in der Regel Fremdkörper eingela-



gert sind, so werden die Risse nicht immer einen ungestörten Verlauf nehmen können. Die sich aufblähende Sarkode vermag wohl die dünne Chitinschicht zu sprengen, aber nicht starke Diatomeenpanzer oder Quarzstückchen. Die Risse werden aus diesem Grunde oft einen abnormen Verlauf einschlagen, und da die neue Gehäusesubstanz sich zwischen die Risse hineindrängt, so wird auch das Gehäuse durch das Wachsthum eine abnorme Form annehmen. Man findet solche abnormgewachsene *Centropyxis*gehäuse in der That sehr häufig. So zeigt uns Fig. 25 ein Gehäuse, wo der hintere Gehäusetheil dem Drucke der Sarkode widerstanden zu haben scheint, so dass der vordere Gehäusetheil das weitere Wachsthum übernehmen musste, und deshalb im Vergleich zum hinteren Gehäusetheil über die Maßen groß geworden ist. Das Exemplar der Fig. 26 ist nach der Seite *r* hin besonders gewachsen.

Einige Mal habe ich bei *Centropyxis aculeata* und bei *Diffugia acuminata* Gehäuse angetroffen, die an einer oder mehreren Stellen des Gehäuses geradezu eine Gehäuseknospe angesetzt zu haben schienen. Durch örtlich jedenfalls sehr beschränkt gebliebene Schalendefekte hat sich scheinbar ein kleiner Theil der Sarkode nach außen gedrängt und so eine gehäuseähnliche Kuppel ausgeschieden (Taf. XXXII, Fig. 28, 29). Das Exemplar der Fig. 28 trägt sogar Stacheln auf dieser Kuppel, so dass es fast den Anschein erweckt, als handle es sich hier um eine Fortpflanzungserscheinung durch Knospung. Da ich aber in den beobachteten Fällen den Kern des Weichkörpers vollständig normal fand, so halte ich eine solche Auffassung, wenn auch nicht für ausgeschlossen, doch nicht für sehr wahrscheinlich.

Das Wachsthum der *Centropyxis*schale lässt sich nach dem bisher Mitgetheilten als eine Regeneration von Rissen auffassen, welche durch die Vergrößerung des protoplasmatischen Weichkörpers oder aus anderen Ursachen in dem Chitingehäuse entstanden sind.

Die Häutungerscheinung von *Centropyxis* habe ich schon früher p. 534 erwähnt. Es gelang mir nicht sie direkt zu beobachten; aber der innige Zusammenhang, welcher in den betreffenden Fällen zwischen einem ganz frisch aussehenden, bewohnten und einem geschrumpften, leeren Gehäuse bestand, scheint mir eine andere Deutung, etwa durch zufällige Ursachen, nicht zuzulassen.

### G. Rückblick. Allgemeines.

Der Theilungsvorgang von *Diffugia acuminata* hat uns bewiesen, dass bereits festgewordene Gehäusetheile (nämlich die extrathalam angekitteten Baustoffe für das Tochtergehäuse, welche mit dem

Muttergehäuse gleichsam nur ein Gefüge bilden) durch besondere Einwirkungen des Sarkodekörpers wieder zähflüssig und dehnbar gemacht werden können. Wir stellten nun die Frage auf, ob diese Eigenschaft nicht auch dem ursprünglichen Gehäuse ein nachträgliches Wachstum gestatten könne. Wir bejahten diese Frage; denn erstens müssen diejenigen Gehäuse, welche sich durch einfache Durchschnürung gleichzeitig mit dem Weichkörper theilen, nothwendigerweise wachsen (vgl. p. 526). Zweitens lassen sich eine Reihe von Erscheinungen bei den verschiedensten Arten von Süßwasserrhizopoden nur dadurch erklären, dass sie durch nachträgliches Wachstum der Gehäuse hervorgerufen sind (p. 528 u. ff.). Wir stellten uns das Wachstum der Schalen als einfache Dehnung des Gehäuses durch Aufblähen des Sarkodeleibes vor, welche mit einer Erweichung der protoplasmatischen Grundmasse des Gehäuses Hand in Hand gehen muss. Veranlassung zu dieser Vorstellung war uns ebenfalls das Verhalten von *Diffugia acuminata*. Wenn wir uns ein Individuum dieser Species denken, welches sein Baumaterial in kuppelförmiger Anordnung extrathalam aufgespeichert hat und später dieses Material zu einem neuen Gehäuse austrägt, so haben wir ein nachträgliches Gehäusewachstum direkt vor Augen, wir brauchen bloß die oft sehr lange, fast röhrenförmige, Kuppel so lange zum Muttergehäuse zu rechnen, bis sie sich mit einem Theilstück des Mutterthieres von diesem abtrennt.

Wir konnten dann das Wachstum durch Dehnung, und das terminale Wachstum für Gehäuse sehr verschiedener Bauart durchführen, und fanden für die nothwendig modificirten Folgen dieses Wachstums thatsächliche Beispiele bei jeder Gruppe.

Ist so unsere Auseinandersetzung in allen wesentlichen Punkten durch Thatsachen gestützt worden, so können uns weitere Überlegungen in ihrer Auffassung noch bestärken.

Das Wachstum der Gehäuse von *Lieberkühnia* *Diplophrys* etc. muss mit Nothwendigkeit angenommen werden. Die Gehäuse dieser Gruppe bestehen jedenfalls aus einer ähnlichen protoplasmatischen Masse, wie wir sie als Kittsubstanz der Gehäuse von *Diffugia acuminata*, *Diffugia pyriformis*, *Diffugia spiralis*, *Nebela* etc. erkannt haben. Dadurch, dass sich das Gehäuse mit dem sich theilenden Weichkörper durchzuschnüren vermag, sind ja Chitin, Kieselsäure und andere Kittmassen vollständig ausgeschlossen.

Aus diesen Gehäusen werden sich diejenigen der anderen Formen jedenfalls dadurch hervorgebildet haben, dass sich Fremdkörper zur weiteren Festigung der Gehäuse in die protoplasmatische Schalenmasse hineingelagert haben, oder dass zu demselben Zwecke sich chitinige

und andere feste Massen, welche von dem Sarkodekörper selbst ausgeschieden wurden, sich über der schwächeren Grundmasse ausbreiteten.

Die Fähigkeit des Wachstums war dadurch den verstärkten Schalen keineswegs genommen. Sie musste bestehen bleiben, so lange die Grundmasse der Schalen ihre protoplasmatische Natur beibehielt. Ich bin aber nirgends bei den von mir untersuchten Formen auf zwingende Gründe für die Annahme einer anderen Kittsubstanz gestoßen. Im Gegentheil wiesen alle untersuchten Gehäuse durch die Färbbarkeit ihrer Kittsubstanz auf dieselben protoplasmatischen Eigenschaften hin.

Das Wachstum geschah bei den verstärkten Gehäusen genau wie bei den ursprünglichen unverstärkten Schalen. Die Fremdkörper, welche aufgelagert waren, wurden nur durch die Dehnung der Grundmasse aus einander gerückt, resp. die nicht nachgiebige umhüllende Chitinmasse gesprengt. (Damit die Festigkeit der Gehäuse durch ihr Wachstum nicht leiden möge, so werden mit der neuen Kittsubstanz von Anfang an gleichartige Verstärkungsmittel in die ursprünglichen Wandungen des Gehäuses eingeschoben, oder es werden auch von außen her solche erst sekundär in die Lücken eingesetzt [cf. p. 523]).

Bei den marinen Thalamophoren mit kalkigem Gehäuse verbot der starke und verwickelte Bau der Schale, welcher zudem durch die eventuelle Perforation und das Durchtretenlassen der Pseudopodienfäden eine höhere Bedeutung als die des bloßen Schutzes für das Thier erhalten hatte, ein Wachstum durch Zerreißen und Regeneriren der Schale. Ihnen blieb daher nur das terminale Wachstum zu ihrer Weiterentwicklung. Ein alleiniges terminales Wachstum hätte aber nothwendig zu einer störenden, oft vielleicht gefährlichen (wegen der Brüchigkeit des Kalkes) Längenausdehnung führen müssen, so lange es bloß in einer Richtung erfolgen konnte; es hat sich so wohl das cyklische Wachstum im Kampf ums Dasein die Oberhand verschafft. Die bei dieser Gruppe so sehr verbreitete Erscheinung der Kammerung (Polythalamien) ist augenscheinlich eine Folge des, auch hier wie bei den Süßwasserrhizopoden, periodischen Auftretens des Schalenwachstums<sup>1</sup>.

Anders als mit dem Wachstum der Gehäuse stand es aber mit der Theilung. Die einfache Schalendurchschnürung, welche wir als Theilungsakt für die primitiven, unverstärkten Schalen

<sup>1</sup> Es muss angenommen werden, dass jede neue Kammer der Polythalamien mit einem Male in toto angelegt wird, und nicht stückweise, wie dies bei der von VERWORN beobachteten Regeneration verletzter Kammern geschieht. Man trifft nämlich niemals Polythalamien mit halbfertigen Kammern oder bloßen Ansätzen zu solchen. Die Regeneration verläuft also hier bedeutend langsamer als das Wachstum. Wenn dasselbe auch für die Süßwassermothalamien gilt, wogegen keine Thatsache spricht, so dürfte bei diesen auch hierdurch neben den auf p. 524 angeführten Gründen die Beobachtung von Regenerationen sehr erschwert werden, so lange sie nicht mit so großen Baustücken ausgeführt wird, wie in dem p. 523 mitgetheilten Falle.



erkannten, war mit der Starrheit und Festigkeit der verstärkenden Substanzen unmöglich geworden. In dem Wachsthum der Schale war aber dieser Thiergruppe ein anderer Weg angebahnt, auf welchem sie sich theilen konnte.

Die Schale wuchs in terminaler Richtung; später theilte sich der Sarkodeleib, und das eine Theilstück desselben löste den terminal angewachsenen Gehäusetheil vom Muttergehäuse los und baute ihn zu einem neuen Gehäuse um<sup>1</sup>. Belege für diese erste Art einer Theilung fehlen mir bis jetzt noch bei den Süßwasserrhizopoden, sie scheint aber bei einer marinen Monothalamie, bei *Psammosphaera fusca*<sup>2</sup> F. E. Sch. Regel zu sein. Auch bei den Süßwasserrhizopoden dürften sich bei genauerer Kenntnis noch ähnliche Erscheinungen auffinden lassen.

Allmählich ist dann der weitere Ausbau des angewachsenen Stückes zu einem vollendeten Gehäuse direkt in die erste Anlage des Wachstumsstückes zeitlich verschoben worden.

Die extrathalame Aufspeicherung des Gehäusematerials bei *Difflugia acuminata* lässt, wie bereits hervorgehoben, das ursprünglich terminale Wachsthum der Schale, aus welchem sich der Theilungsakt entwickelt hat, noch erkennen. Sie darf daher wohl als die ursprünglichste Aufspeicherungsweise angesehen werden, musste aber nothwendig die betreffenden Thierformen in der Ausübung ihrer Lebensäußerungen sehr beeinträchtigen. So wird sich die intrathalame Aufspeicherung hervorgebildet haben. Das Fremdmaterial wurde gleich anfänglich dahin befördert, wo sich die Grundmasse zum Aufbau des neuen Gehäuses befand, d. h. in das Innere der Muttersarkode, um mit der Kittsubstanz gleichzeitig zu dem neuen Gehäuse geformt zu werden<sup>3</sup>.

Der rasche Verlauf der Theilung stimmt mit dem raschen Verlauf der Wachstumserscheinungen bei *Arcella* und jedenfalls bei den anderen Formen überein.

<sup>1</sup> Statt einer Durchschnürung des gewachsenen Gehäuses trat hier einfach eine Loslösung der einen Hälfte der Schale von der anderen durch Einwirkungen des Protoplasmas ein; gleichzeitig theilte sich der Sarkodekörper. Dabei Regeneration der Mündung und des Gehäusegrundes.

<sup>2</sup> Da ich diese, von F. E. SCHULZE zuerst entdeckte, sandschalige Form zum Gegenstande der nächsten Arbeit zu machen gedenke, so begnüge ich mich hier mit dem Hinweis, dass diese Form häufig ihre äußerst kleine Mündung röhrenartig verlängert, und dass sich dann sehr kleine *Psammosphären* finden, welche unbedingt als Umbildungen solcher abgestoßener Röhren angesehen werden müssen.

<sup>3</sup> Die Bildungsstätte für die Kittsubstanz ist die um den Kern gelegene, bei den verschiedenen Arten mehr oder weniger deutlich von den übrigen Sarkode-theilen unterschiedene Zone, was ich ebenfalls in einer späteren Arbeit nachzuweisen gedenke.

So findet also durch den Beweis eines nachträglichen Wachstums der Rhizopodenschalen auch der Theilungsvorgang der beschalten Süßwasserrhizopoden eine ungezwungene Erklärung. Ohne die Annahme dieses Wachstums würde ganz unverständlich bleiben, wie sich aus der einfachen Schalendurchschnürung der primitiveren Formen der immerhin komplicirte Vermehrungsakt von *Euglypha* etc. hervorgebildet habe.

Es lassen sich aber noch andere Gründe anführen, welche gegen die Lehre von der Unveränderlichkeit der Difflogiengehäuse<sup>1</sup> sprechen. So würde z. B. die Annahme fortdauernd gleich großer Theilungsgehäuse mit Ausschluss eines nachträglichen Wachstums derselben zu dem Schlusse führen, dass alle Rhizopodengehäuse, welche nicht gleich groß sind oder aus Kombinationen mit doppelt großen Gehäusen (BLOCHMANN beobachtete, wie zwei konjugirte *Euglyphen* nur einen gemeinsamen Theilsprössling aufbauten) entstanden gedacht werden können, die Repräsentanten einer anderen Species seien, wie ähnlich sie sich auch sonst sein mögen. Nun unterziehe man aber die Gehäuse irgend einer anerkannten Species einer genauen Messung, man wird nach meiner Erfahrung schwerlich zwei finden, die in jeder Ausdehnung mit einander übereinstimmen. Man würde also durch die Lehre von der Unveränderlichkeit der Gehäuse zu der Annahme einer unnatürlich großen Zahl von verschiedenen Species gezwungen sein.

Es ist indessen leider noch nichts darüber bekannt, ob wirklich die während der Theilung entstandenen Tochtergehäuse der Süßwasserrhizopoden immer genau so groß sind, als die Muttergehäuse waren<sup>2</sup>. Mir scheint auch eine andere Annahme Berechtigung zu haben.

Die Größe des Sarkodekörpers, welcher die betreffende Schale bewohnt, wird auf die Dimensionen des künftigen Tochtergehäuses mehr Einfluss ausüben als die Größe der Schale selbst, da doch der Sarkodekörper und nicht die Schale das Tochtergehäuse aufbaut. Nun ist es aber ganz unbestreitbar, dass die Größe des Sarkodeleibes nicht immer eine genau entsprechende Schalengröße erfordert, d. h. dass zwei gleich große Sarkodekörper zwei verschieden große Schalen bewohnen

<sup>1</sup> Ich nehme absichtlich hier diejenigen Formen aus, welche sich unter Durchschnürung ihrer Gehäuse theilen, weil sich auf sie der von VERWORN aufgestellte Satz überhaupt nicht beziehen kann und wohl auch nicht beziehen sollte.

<sup>2</sup> Diese Frage wäre meiner Ansicht nach am sichersten an *Euglypha* zu lösen. Es wäre etwa festzustellen: ob das Tochtergehäuse immer aus derselben Anzahl von Plättchen zusammengesetzt ist wie das Gehäuse des Mutterthieres, ob die Plättchen der entsprechenden Gehäusezonen bei beiden Gehäusen gleich groß sind etc. Ein bloßes Messen von Theil- und Muttergehäusen würde, wie ich glaube, kein hinreichend genaues Resultat liefern.

können. Nach der Theilung z. B. bewohnt das seiner Sarkodemasse nach auf die Hälfte reducirte Mutterthier genau dasselbe Gehäuse, das es vorher inne hatte, als sein Weichkörper noch die Masse der Sarkode des Tochterthieres mit enthielt. Es wäre also denkbar, dass die Größenvariationen in den Schalen ein und derselben Species von dem jeweiligen Größenzustand der sich theilenden Sarkode herrührte, ohne dass ein nachträgliches Schalenwachsthum zu ihrer Erklärung erforderlich wäre.

Man muss aber auf der anderen Seite annehmen, dass diese Größendifferenzen zwischen Weichkörper und Schale doch nur beschränkte sind. Das kleine Sarkodeklümpchen einer *Diffugia pyriformis*, das sich in einem Gehäuse von 0,064 mm Länge und 0,044 mm Breite befindet, würde wohl nie im Stande sein das Gehäuse einer Artgenossin von 0,354 mm Länge und 0,192 mm Breite zu bewohnen. Es wäre daher diesem kleineren Thiere a priori unmöglich jemals eben so große Sprösslinge zu erzeugen wie seine größeren Artgenossen, da es nie die hierzu nöthige Sarkodemenge in seinem Gehäuse unterbringen könnte. Das Theilungsvermögen wäre an eine ganz bestimmte Größenstufe gebunden, welche durch die Maximalmenge bestimmt würde, die das Gehäuse zu fassen vermag.

Das widerspricht aber allen seitherigen Erfahrungen an anderen Protozoen, wo die Theilung nie an bestimmte Größenstufen gebunden scheint. Dasselbe Infusor theilt sich bald als ganz kleines Thier, bald theilt es sich erst, wenn es etwa unter besonders günstigen Bedingungen die Maximalgröße seiner Species erreicht hat. Überhaupt beruht der Eintritt der Theilung jedenfalls mehr auf einer inneren Nothwendigkeit (Kern?) als auf dem mehr äußerlichen Größenzuwachs der Sarkode. Es wäre daher gewiss sehr merkwürdig, wenn ein Rhizopode dadurch zur Theilung gezwungen werden könnte, dass sein Gehäuse für seinen Weichkörper zu klein geworden ist. Auch diese Schwierigkeit fällt weg, sobald man den beschalteten Süßwasserrhizopoden die im Vorstehenden erwiesene Fähigkeit zuerkennt, ihre Schalen nach Bedürfnis vergrößern zu können.

Angesichts des auf p. 523—540 angeführten Thatsachenmaterials hätte ich vielleicht der letzten Erwägungen nicht bedurft, um das bestrittene Schalenwachsthum der Süßwasserrhizopoden außer Frage zu stellen. Sie mögen dadurch gerechtfertigt bleiben, dass sie ein kurzes Streiflicht auf die Fragen zu werfen suchen, welche sich an das behandelte Thema anknüpfen lassen.

Oldenburg i/Gr., den 19. März 1894.

---



## Anhang.

### 1. Diagnose von *Diffugia bicuspidata* n. sp.

Form des Gehäuses ähnlich wie *Diffugia acuminata*; Basis des Gehäuses jedoch breiter und mit zwei Stacheln versehen, die etwa  $160^\circ$  gegen die Mittelachse des Gehäuses geneigt stehen. Einer dieser Stachel oft wenig ausgebildet, so dass die Ähnlichkeit mit *Diffugia acuminata* sehr groß wird, doch Gehäuse auch dann durch die schräge Stellung des anderen Stachels nicht unschwer zu erkennen. Encystirung extrathalam (Taf. XXXII, Fig. 40) ohne besondere Chitinhülle.

### 2. Maße von zehn beliebig herausgegriffenen *Diffugia spiralis*.

Die Grenzwerte sind groß gedruckt; gemessen wurde mit SEIBERT Oc. 3, Obj. II (Halslänge der Gehäuse revidirt mit Obj. IV).

Laufende Nr.	Ganze Länge des Gehäuses (Hals mitgerechnet)	Größte Breite des Gehäuses	Länge des Halses (vgl. Taf. XXXII, Fig. 17 l)	Gehäuselänge : Halslänge
1	<b>0,084</b> mm	0,084 mm (2)	<b>0,006</b> mm (1)	<b>14</b> ..... (40)
2	0,090 »	<b>0,072</b> » (4)	0,024 » (7)	<b>3,73</b> .... (4)
3	0,114 »	0,096 » (3)	0,018 » (3)	6,33 .... (5)
4	0,120 »	0,096 » (4)	0,024 » (8)	5 ..... (2)
5	0,123 »	0,096 » (5)	0,024 » (9)	5,12 .... (3)
6	0,144 »	0,126 » (6)	<b>0,027</b> » (10)	5,22 .... (4)
7	0,150 »	0,144 » (8)	0,012 » (2)	12,5 ..... (9)
8	0,150 »	0,144 » (9)	0,018 » (4)	8,33 .... (7)
9	0,162 »	0,126 » (7)	0,021 » (6)	7,71 .... (6)
10	<b>0,171</b> »	<b>0,159</b> » (10)	0,018 » (5)	9,5 ..... (8)

Ein Vergleich der in den drei hinteren Rubriken eingeklammerten Ordnungszahlen mit der, nach der Länge der Gehäuse bestimmten, laufenden Nummer zeigt uns, dass Länge und Breite des Gehäuses ziemlich genau in gleicher Weise zunehmen<sup>1</sup> — jedenfalls eine Folge ihres gemeinsamen Wachstums — während die Halslänge eine ganz andere Reihenfolge einhält: der Hals scheint eben, unabhängig von dem Wachsthum der übrigen Schale, durch Ansetzen von neuen Steinen gebildet zu werden.

Eine größere Zusammenstellung dürfte ohne Zweifel die dargelegten Schwankungen zwischen Hals und dem übrigen Gehäuse nicht unerheblich vermehrt haben.

<sup>1</sup> Die Übereinstimmung wird noch größer, wenn man die Halslänge von der Totallänge des Gehäuses abzieht, und die Differenz dann mit der Breite vergleicht.

### Nachschrift.

Erst nach Fertigstellung dieser Abhandlung wurde ich mit der neuesten, interessanten Arbeit von VERWORN (Biologische Protistenstudien II. Diese Zeitschr. Bd. L. p. 443 ff.) bekannt.

Sie bringt für *Diffflugia lobostoma* Leidy eine interessante Bestätigung meiner auf p. 529 für die Nebeliden ausgesprochenen Vermuthung. VERWORN beobachtete, dass sich die Schalensubstanz der *Diffflugia lobostoma*, so lange sie noch innerhalb des Mutterthieres aufgespeichert ist, bei Zusatz von Jod braun färbt, während sie dies in der fertigen Schale nicht mehr thut. Wir sehen also, dass es wirklich nur die jugendliche, frisch entstandene Schalensubstanz ist, welche in dieser Weise auf Jod reagirt. Unsere Vermuthung, dass der bei manchen Nebela-Individuen durch Jodzusatz völlig braun gewordene Mündungsrand einen neuen Schalenzusatz bedeute, ist hiermit bewiesen.

Auch die Größenschwankungen und die Verschiedenartigkeit der Mündungen, welche VERWORN für *Diffflugia lobostoma* angiebt, sowie vor Allem die Beobachtung von unregelmäßig geformten, seltsam verzerrten Schalen mit lebenden Thieren, könnten der Aufzählung unserer Beweise ohne Weiteres eingeordnet werden.

Der Regeneration von Gehäusen scheint VERWORN diesmal keine besondere Aufmerksamkeit gewidmet zu haben. Er giebt zwar an, dass er mit *Diffflugia lobostoma* und *Arcella* dieselben Regenerationsversuche (wie viel?) wie seiner Zeit mit *Diffflugia urceolata* angestellt habe und zu demselben Resultat gekommen sei (dass die verletzten Gehäuse nicht regenerirt würden). Die ganze Sache wird aber in sieben Zeilen abgethan.

Sollte es einem so geschickten Experimentator, wie VERWORN, nicht doch noch gelingen, später einmal unter besonderen Vorsichtsmaßregeln die Regeneration eines Diffflugiengehäuses zu erzielen, nachdem ich durch einen glücklichen Zufall ein augenscheinlich regenerirtes Diffflugiengehäuse im Präparat besitze.

Mir fehlt gegenwärtig jedes lebende Material. VERWORN hat ja auch die Theilung von *Diffflugia lobostoma* nicht direkt beobachten können, und doch zweifelt er nicht im mindesten, so wenig als sonst Jemand daran zweifeln wird, dass sich *Diffflugia lobostoma* zu theilen vermag.

Die Beobachtung, dass irgend ein Vorgang unter irgend welchen Bedingungen nicht eingetreten ist, ist eben kein Beweis dafür, dass er überhaupt nicht eintreten kann.

Die von VERWORN festgestellte Auslese des Baumaterials für das künftige Tochtergehäuse durch die Mündungsweite des Muttergehäuses muss natürlich auf die Formen mit intrathalamer Aufspeicherung des Baumaterials beschränkt und darf nicht auf die Formen ausgedehnt werden, welche das Baumaterial extrathalam (Diffugia acuminata, Diffugia bicuspidata[?], Diffugia pyriformis) aufspeichern.

## Erklärung der Abbildungen.

### Allgemeine Bezeichnungen:

- An*, angesammeltes Baumaterial für ein zukünftiges Tochtergehäuse;  
*K*, Kittsubstanz;  
*ncl*, Kern;  
*Ps*, Pseudopodien;  
*üB*, »übergroße« Bausteine (vgl. p. 518).

Die deutschen Zahlen, welche hinter den Erklärungen stehen, bedeuten die Oculare, die römischen dagegen die Objective von SEIBERT, unter deren Anwendung die Zeichnungen entworfen sind. Oberh., OBERHÄUSER'scher Zeichenapparat. Die mit \* bezeichneten Figuren sind Dauerpräparaten entnommen.

### Tafel XXXII.

Fig. 4. Diffugia pyriformis mit »übergroßen« Gehäuseanlagerungen (cf. p. 518) (Kopie nach LEIDY).

Fig. 2\*. Diffugia pyriformis mit einem übergroßen Baustein, der so lang und breit ist, dass er niemals in das Innere einer Mutterdiffugie aufgenommen worden sein konnte. Oberh. V.

Fig. 3\*. Diffugia pyriformis; der übergroße Gehäusebestandtheil wird durch einen Glassplitter gebildet, an dessen einem Ende ein zweites, ausgestorbenes Gehäuse (*lGeh*) befestigt ist. Oberh. V (um die Hälfte verkleinert).

Fig. 4—6\*. Diffugia acuminata; verschiedene Arten der extrathalamen Aufspeicherung des Materials für die Tochtergehäuse. 2, V. Fig. 4. Anordnung in zwei Stränge. Fig. 5. Anordnung in eine Kuppel. Fig. 6. Anordnung in zwei Kuppeln.

Fig. 7\*. Diffugia acuminata; die Sarkode hat sich nach der ersten Aufsammlung von Bausteinen in das Innere der Schale zurückgezogen und die Bausteine mitgenommen. Die Kittsubstanz (*K*) ist durch eine besonders stark hervortretende Färbung im Präparat erkennbar. Oberh. V.

Fig. 8\*. Diffugia acuminata im Begriffe die Schale einer kugelrunden Alge (*Al*) unter die bereits angesammelten Bausteine aufzunehmen. Oberh. V.

Fig. 9\*. Diffugia acuminata, welche die Steinchen vor ihrer Mündung in der am häufigsten vorkommenden Weise aufgespeichert hat, und deren Sarkode



sich von dem angesammelten Gehäusematerial zurückgezogen hat. *rGl*, rother Glassplitter, wie sie den Kulturen zugesetzt wurden (p. 524). Oberh. V.

Fig. 40\*. *Diffflugia bicuspidata* n. sp. mit extrathalamer Dauercyste (*eC*). Oberh. V.

Fig. 41\*. Zwei *Diffflugia acuminata*, welche an einander gelagert, zwei Tochterindividuen bilden wollten. Gehäuse ausgestorben; in dem einen ist die Membran einer ehemaligen Cyste (*cm*) zu erkennen. Oberh. V, um  $\frac{1}{3}$  vergrößert.

Fig. 42 a u. b\*. Gehäuse von *Diffflugia pyriformis*, welche durch große Bauelemente abgeflacht resp. verzogen sind (vgl. p. 522). Abflachung bei A. 2, IV.

Fig. 43\*. Ausgestorbenes Gehäuse einer *Diffflugia acuminata*, welche in Theilung begriffen war.

Fig. 44 a u. b\*. Durch einen großen Glassplitter (*Gl*) regenerirtes Gehäuse von *Diffflugia spiralis* in zwei verschiedenen Lagen mit dem Oberh. gezeichnet. — Da das Gehäuse im Präparat das Bestreben hatte, sich auf die Breitseite des Glassplitters zu legen und demnach während des Umsinkens gezeichnet werden musste, sind die Umrisse scheinbar verzogen worden, so dass vielleicht die beiden Zeichnungen nicht zur Deckung gebracht werden können. Oberh. II.

Fig. 44 c\*. Dasselbe Gehäuse zerdrückt, um die Anlage des, unter der äußeren Gehäusewand befindlichen, inneren Gehäuses (*iGeh*) zu zeigen. Oberh. II, um  $\frac{1}{3}$  vergrößert.

NB. Nur die Umrisse mit Oberh.; die einzelnen Bausteinen beliebig eingezeichnet. Der rothe Streifen an dem unteren Rande des Glassplitters erklärt sich aus den Eigenschaften des rothen Signalglases (p. 524 Anm.).

Fig. 45\*. *Diffflugia spiralis*, welche aus ihrer Mündung heraus einen Protoplasamantel (*Pm*) um ihr Gehäuse herumgelegt hat. *st*, Steinchen, welches allem Anscheine nach in das Gehäusegefüge eingekittet werden sollte. Gehäuse und innere Sarkode schematisch. Oberh. II.

Fig. 46\*. Eben so; *Pm* ist breiter und umfasst nicht das ganze Gehäuse. Oberh. II.

Fig. 47\*. Mündungsrand von *Diffflugia spiralis* durch Hämatoxylin gefärbt. (p. 528). Oberh. V.

Fig. 48\*. Vorderer Gehäusethail einer *Nebela collaris*. *gk*, durch Alaunkarmin gefärbte Kittsubstanz. 2, IV.

Fig. 49\*. *Diffflugia pyriformis*, welcher die Reste (*R*) eines früheren, älteren Gehäuses anhängen. 2, IV.

Fig. 20 a. Eine *Arcella vulgaris*, deren Weichkörper (*Wk*) aus ihrer Schale heraustritt. 4, V.

Fig. 20 b, c u. d. Verschiedene amöbenartige Formen, welche der ausgetretene Weichkörper im Verlaufe dreier Tage annahm. 4, V.

Fig. 21. Umrisse einer *Arcella*schale mit Wachsthumswulst (*WF*). 2, IV.

Fig. 22\*. *Centropyxis aculeata*; die äußere Chitinschicht (*ChSch*) des Gehäuses ist an einigen Stellen abgeschürft, so dass dort die untere Kittschicht (*KSch*) zu Tage getreten ist. 2, IV.

Fig. 23\*. Gehäuse von *Centropyxis aculeata*. *a*, alte Gehäusethteile; *n*, neue, jüngere Gehäusethteile; *Pr*, Pylomröhre (Mündung). 2, IV.

Fig. 24\*. Gehäuse von *Centropyxis aculeata* mit Wachsthumswulst, das Chitin des neu eingesetzten Schalentheiles (*nS*) hebt sich durch seine hellere Färbung von dem dunkleren Chitin des alten Schalentheiles (*aS* und *a*) deutlich ab.

Fig. 25\*. Ein durch nachträgliches Wachstum deformirtes Gehäuse von *Centropyxis aculeata*. *a* u. *n*, wie Fig. 23; *M*, Mündung des Gehäuses. 2, IV.

Fig. 26\*. Eben so; *K*, an die Peripherie der Sarkode getretene Kittsubstanz. 2, IV.

Fig. 27\*. *Centropyxis aculeata*; ein älteres Gehäuse, welches dicht mit Bakterien (*Bac*) besetzt ist; *n*, neu vorgeschobener Gehäusethail, welcher noch frei von Bakterien ist, und die Falte *F* hervorgerufen hat. 2, IV.

Fig. 28\* u. 29\*. Gehäuse von *Centropyxis aculeata* mit knospenähnlichen Gehäuseauswüchsen (*Kn*) (vgl. p. 540). *M*, durch die Oberfläche des Gehäuses durchschimmernde Gehäusemündung; *Pr*, Pylomröhre. Oberh. IV.

---

# Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum* Allm.

Von

Dr. August Brauer,

Assistenten am zoologischen Institut.

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Berlin.)

---

Mit Tafel XXXIII—XXXV.

---

Am Schlusse meiner Untersuchung über die Entwicklung von *Hydra* (6, p. 206) habe ich die Ansicht geäußert, dass die sogenannte Morula, d. h. der mehrschichtige Zellenhaufen, welcher in der Entwicklung vieler Cnidarier und Poriferen beobachtet wurde, nicht, wie übereinstimmend angegeben wird, das Endstadium der Furchung bedeute, aus welchem durch Delamination die Bildung der Keimblätter erfolge, sondern dass dieses Stadium bereits den zweischichtigen Embryo darstelle. Wenn diese Auffassung richtig ist, so ergibt sich daraus, dass die Entodermbildung bei allen denjenigen Formen, welche in ihrer Entwicklung das Morulastadium durchlaufen, noch nicht bekannt ist, da ein solider mehrschichtiger Zellenhaufen auf zwei verschiedene Weisen entstehen kann, je nachdem die Furchung äqual oder inäqual verläuft. Im ersteren Falle kann das Entoderm durch Einwanderung oder Theilung von Blastodermzellen sich bilden, wie z. B. bei *Hydra*, und dann wird weiter zu entscheiden sein, ob der polare oder der multipolare Typus vorliegt, im zweiten Falle dagegen würde die Entodermbildung durch Epibolie erfolgen. Es ist mithin nicht begründet, die Fälle der Entodermbildung durch »sekundäre Delamination«, wie METCHNIKOFF (40) die Spaltung der Morula in die zwei Keimblätter bezeichnet hat, ohne Weiteres der multipolaren Bildungsweise zuzu-reihen.

Es schien mir nothwendig durch eigene Untersuchungen mich zu überzeugen, ob die Zweifel an der richtigen Auffassung der Morula begründet sind oder nicht. Ich wählte als erstes Objekt *Tubularia*,



einerseits weil diese Form leicht in genügender Menge zu erhalten war, andererseits weil dieser Polyp nach den Angaben aller Autoren, welche nach CIAMICIAN (10) seine Entwicklung untersucht haben, nämlich KLEINENBERG'S (39, p. 437), METSCHNIKOFF'S (39, 40), HAMANN'S (17, 18), CONN'S (15) und TICHOMIROFF'S (44), eine typische Morula zeigen soll.

Die Untersuchung hat sich nicht nur auf diesen einen Punkt beschränkt, sondern ist auch auf die übrige Entwicklung bis zur Bildung der Actinula und die Entstehung der Geschlechtsprodukte ausgedehnt worden.

Das Material, *Tubularia mesembryanthemum* Allm.<sup>1</sup>, welches von der Zoologischen Station in Neapel bezogen ist, wurde mir in freundlichster Weise vom hiesigen Institute überlassen, wofür ich Herrn Geheimrath Professor Dr. F. E. SCHULZE meinen besten Dank sage.

### I. Die Entstehung der Geschlechtsprodukte.

(Taf. XXXIII, Fig. 4—6.)

Die männlichen und weiblichen Gonophoren von *Tubularia* entspringen von Stielen, den Gonophorenträgern, welche an der Basis des aboralen Tentakelkranzes des Polypen hervorsprossen; sie zeigen medusoiden Bau. Da ihre Bildung bereits eingehend und mit meinen Untersuchungen übereinstimmend von CIAMICIAN (9, 40) und später von HAMANN (17), WEISMANN (47, 49) und TICHOMIROFF (44) beschrieben ist, kann ich auf ihre Darstellung verweisen; nur möchte ich hervorheben, dass die Angabe CIAMICIAN'S (9, p. 503), die Entoderm-lamelle lege sich zweischichtig an, was HAMANN (l. c. p. 513, Anm.) für falsch erklärt, völlig richtig ist.

Die Keimzellen entstehen nach CIAMICIAN'S Untersuchungen, welche von WEISMANN (47, p. 227; 49, p. 127) und THALLWITZ (43, für die männlichen Keimzellen) bestätigt werden, aus dem basalen Blatt des ektodermalen Glockenkerns. TICHOMIROFF (44, p. 5) dagegen verlegt die Keimstätte in das Entoderm der Gonophorenknospe; er fand dasselbe und zwar im distalen Theile, welcher unter der Entoderm-lamelle liegt, mehrschichtig und betrachtet die Zellen dieser Verdickung als Keimzellen, welche später erst in den Glockenkern einwandern.

Noch eine frühere Angabe, welche sich bei JICKELI (26, p. 591) findet, ist zu erwähnen. Bei seiner Untersuchung über den Bau von *Tubularia* beobachtete er im Ektoderm des Metastoms subepitheliale Zellen, welche »die Mitte zwischen den Zellen embryonalen Charakters, welche man im Ektoderm findet und als Nesselkapselbildungszellen

<sup>1</sup> Auf den Gläsern der Station ist die Form irrtümlich als *T. larynx* bezeichnet.

oder mit dem unbestimmteren Namen des interstitiellen Gewebes zu bezeichnen pflegt, halten«, und deutet sie als junge Eizellen; er knüpft an diese Beobachtung die Vermuthung, dass die Eizellen von hier aus der Reifungsstätte, dem Glockenkern, zuwandern. Wie wir sehen werden, ist diese Vermuthung richtig.

In jungen weiblichen Gonophorenknospen (Fig. 4), in welchen von der Bildung des Glockenkernes noch nichts zu sehen ist, ist das Ektoderm fast stets einschichtig, dagegen erkennt man im Entoderm sehr oft außer den Epithelzellen andere, welche subepithelial liegen ( $kz$ ); in etwas weiter ausgebildeten Gonophoren trifft man dieses Verhältnis ziemlich regelmäßig an. Diese Zellen sind manchmal zu einem Haufen zusammengeschart (Fig. 2, 6  $kz$ ), so dass eine Verdickung im Entoderm entsteht, und dieses sich an dieser Stelle in die Höhle der Knospe vorwölbt, wie es auch TICHOMIROFF (l. c. p. 3 ff., Fig. 4—3) beschreibt und zeichnet, oder sie liegen zerstreut (Fig. 2  $kz'$ ). Im Ektoderm der Knospe findet man diese Zellen nur ganz vereinzelt (Fig. 3  $kz$ ) und dann meist im proximalen Theile des Gonophors. Die meisten von diesen Zellen zeigen ein dichtes Zellplasma und einen stark sich färbenden Kern und ähneln hierdurch sehr den übrigen Entodermzellen der Knospe, welche durch ihre geringe Höhe und durch dichtes, wenig vacuolisirtes Protoplasma sehr wesentlich von den gewöhnlichen Nährzellen, wie man sie z. B. im Gonophorenträger findet (Fig. 6, 4), abweichen; einige andere aber fallen besonders durch die Größe und die geringe Färbung des Kernes auf, der einem jungen Keimbläschen völlig gleicht.

Untersucht man ältere Gonophoren, in welchen die Entodermkuppe zum Spadix sich erhoben hat, so findet man diese Zellen nicht mehr im Entoderm oder nur vereinzelt, dagegen ist der Glockenkern, der vorher einschichtig war, mit ihnen erfüllt. Hieraus ergibt sich, dass die im Entoderm der Knospe gefundenen subepithelialen Zellen Keimzellen sind und dass sie vom Entoderm aus in den Glockenkern wandern, wie es TICHOMIROFF angegeben hat. Da die Keimzellen oft auch in dem Theile des Entoderms, welcher den Spadix liefert, anzutreffen sind, selten dagegen in der Entoderm-lamelle, und da ferner die Keimzellen fast ausschließlich zuerst im basalen Theile des Glockenkernes (Fig. 6) auftreten, so darf man wohl mit Recht annehmen, dass die Einwanderung derselben in den letzteren vorwiegend von der Entodermkuppe bezw. dem Spadix aus erfolgt. Doch ist die Möglichkeit einer Einwanderung von einer anderen Seite aus nicht ausgeschlossen; so möchte ich z. B. die in der Fig. 2 mit  $kz'$  bezeichnete Zelle für eine Keimzelle halten, welche im Ektoderm der Knospe auf-

wärts gewandert ist und auf der distalen Seite in den Glockenkern übertritt.

Die hervorgehobene Ähnlichkeit der jungen Keimzellen mit den Entodermzellen der Knospe ließ es möglich erscheinen, dass sie aus solchen auch entstehen, indem einzelne entweder in die Tiefe rücken und zu Keimzellen werden, wie es z. B. v. LENDENFELD (37) für *Eucopella campanularia* beschreibt und zeichnet, oder indem durch Quertheilung von Entodermzellen Keimzellen abgeschnürt werden, wie es z. B. TICHOMIROFF (l. c. Fig. 25) für *Eudendrium armatum* angiebt. In beiden Fällen mussten sich in den Entodermzellen Kernspindeln finden lassen, welche radial oder tangential gestellt waren, und besonders konnte man sie in ganz jungen Gonophoren erwarten, wo die Keimzellenbildung am eifrigsten erfolgen musste. Trotz vielen Suchens mit starken Vergrößerungen habe ich nicht eine einzige Spindel gefunden. Dieses negative Resultat und andere Gründe machten es wahrscheinlich, dass der Ort der Entstehung der Keimzellen nicht im Gonophor, sondern im Gonophorenträger oder noch weiter rückwärts zu suchen sei.

Untersucht man nicht nur einzelne Schnitte, sondern ganze Serien, so erhält man leicht die richtige Lösung der Frage. Wenn man das Entoderm der Gonophorenknospe proximalwärts verfolgt und dann weiter auf den Träger, von dem die Knospe entspringt, übergeht, so trifft man die Keimzellen immer seltener im Entoderm. Da sie hier der Stützlamelle stets nahe anliegen und die Entodermzellen das typische Aussehen von Nähr- oder Drüsenzellen annehmen, je näher man dem Träger kommt (Fig. 4, 6), so lassen sich die ersteren leicht erkennen. Ihre Form ist hier oft eine amöboide und lässt schließen, dass die Zelle im Wandern begriffen ist (Fig. 4 *kz*). Meist schon in geringer Entfernung von der Ursprungsstätte des Gonophors vermisst man die Keimzellen im Entoderm völlig, dagegen findet man jetzt häufig im Ektoderm (Fig. 4, 6 *kz'*), welches in der Gonophorenknospe fast stets einschichtig ist, nur zuweilen vereinzelt Keimzellen zeigt, neben den Epithelzellen und Nesselkapselzellen unter den sogenannten interstitiellen solche, welche den im Entoderm beobachteten jungen Keimzellen völlig gleichen. Die nahe liegende Vermuthung, dass in ihnen die Urkeimzellen, wie WEISMANN diejenigen, welche den Keimzellen den Ursprung geben, bezeichnet hat, zu sehen sind und dass sie die Stützlamelle durchbrechen, ins Entoderm übertreten und hier der Reifungsstätte zuwandern, gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man solche Zellen auf der ektodermalen und entodermalen Seite an derselben Stelle der Stützlamelle dicht anliegend findet (Fig. 5 *kz*). Vollen Beweis giebt aber



erst die Fig. 6, 6a. Hier liegen an zwei Stellen, an der einen zwei, an der anderen eine Zelle derart in der Stützlamelle, dass diese Lage nur als ein Durchwandern der Stützlamelle aufgefasst werden kann. Da die letztere sich an dieser Stelle verdickte und durch Hämatoxylin stark blau gefärbt hatte, so ließ sich ihre Grenze und die der Zellen genau erkennen. An beiden Stellen weicht die Stützlamelle (*st*) aus einander. Von den oberen zwei Zellen (Fig. 6a) wird die eine durch sie völlig vom Ektoderm abgetrennt, die andere nur theilweise, ein Theil steht mit jenem noch in unmittelbarer Berührung; auf der entodermalen Seite ist die Stützlamelle noch nicht durchbrochen. Die untere Zelle zeigt eine ähnliche Lage. Auf einem anderen Schnitt durch dieselbe Gegend des Gonophorenträgers fanden sich noch drei andere Zellen in der Stützlamelle und etwas weiter nach dem Gonophor zu eine unter den Entodermzellen wandernde Keimzelle (Fig. 4 *kz*).

Wenn man außer diesen Beobachtungen in Betracht zieht, dass dort, wo diese interstitiellen Zellen im Ektoderm auftreten, Keimzellen im Entoderm verschwinden oder nur vereinzelt zu finden sind, so erscheint es mir zweifellos, dass der Ort der Entstehung der Keimzellen das Ektoderm des Gonophorenträgers ist und dass interstitielle Zellen die Urkeimzellen sind. Der Ort, wo dieselben aus dem Ektoderm in das Entoderm übertreten, liegt, wie die Beobachtung lehrt, im Allgemeinen nahe der Ursprungsstätte eines Gonophors, einzelne mögen erst in der Gonophorenknospe übertreten (Fig. 5), einzelne selbst im Ektoderm verbleiben und von hier aus ihrer Reifungsstätte zuwandern. Die Zeit des Übertretens scheint etwas verschieden zu sein, da man schon in ganz jungen Gonophorenknospen Keimzellen in größerer Zahl treffen kann und oft in älteren, wo der Glockenkern sich gebildet hat, keine oder sehr wenige findet. Da man die Keimzellen sehr häufig in größerer Menge in dem Theile des Entoderms, welcher unter der Entoderm-lamelle liegt, liegen sieht, so scheint es, dass sie auf ihrer Wanderung hier längere Zeit verharren und erst, wenn der Glockenkern eine Höhle erhalten hat, dieselbe fortsetzen. Meist findet man die Einwanderung in den Glockenkern beendet, wenn die Entodermkuppe zum Spadix sich erhoben hat.

Die mitgetheilten Resultate sind zwar fast ausschließlich an weiblichen Gonophoren gewonnen worden, doch habe ich eine hinreichende Anzahl von männlichen untersucht, um angeben zu können, dass die Darstellung, so weit sie den Ort der Entstehung und die Wanderung betrifft, auch für die männlichen Keimzellen Gültigkeit hat.

## II. Bildung, Form und Bau des Eies.

Durch die Untersuchungen von CIAMICIAN (10, p. 330 ff.), WEISMANN (49, p. 128) und TICHOMIROFF (l. c. p. 8) ist schon bekannt geworden, dass von den in den Glockenkern des weiblichen Gonophors eingewanderten Keimzellen nur eine geringe Zahl zu Eizellen wird, die meisten den letzteren als Nährmaterial dienen. Diese Sonderung in Ei- und Nährzellen scheint in vielen Fällen nicht erst in der Reifungsstätte zu erfolgen, sondern schon während der Wanderung im Entoderm der Gonophorenknospe. Wie ich schon im vorigen Kapitel erwähnte, lassen sich unter den Keimzellen zwei Arten besonders durch das verschiedene Aussehen ihres Kernes unterscheiden: in den meisten behält der Kern seine kugelige Form und seine Tingirbarkeit wie in den jüngsten Keimzellen, und abgesehen davon, dass er wächst, bleibt er auch im Wesentlichen so bis zu seiner Auflösung, er gewinnt niemals das Aussehen eines Keimbläschens; in einzelnen Keimzellen dagegen wächst der Kern, nimmt ovale Form an, und das Chromatinnetz wird feiner, so dass der ganze Kern sich nicht dunkel färbt, sondern hell erscheint und die Zelle unter den benachbarten scharf hervortreten lässt, kurz, er ist von einem jungen Keimbläschen, wie es die wachsende Eizelle zeigt, nicht zu unterscheiden.

Wenn die letztere beginnt an Größe zuzunehmen, so wird sie bald als eine Ansammlung von Protoplasma von unregelmäßiger Gestalt inmitten des Nährzellenhaufens oder mehr dem Spadix genähert erkennbar. In ihrer Mitte, oft auch schon der Seite, welche der Gonophorwand zugekehrt ist, nahe liegt das runde, meist ovale Keimbläschen (Fig. 7). Stets ist in demselben ein einziger Nucleolus von geringer Größe zu finden; seine Lage ist meist excentrisch, oft enthält er im Inneren eine Vacuole, doch dürfte diese wohl durch die Konservirung entstanden sein. Das Chromatingerüst ist durch den Binnenraum schon so fein vertheilt, dass das Keimbläschen bei einer Betrachtung mit schwachen Vergrößerungen fast homogen erscheint. Der noch übrig bleibende Raum wird vom Kernsaft eingenommen.

Mit dem Wachsthum der Eizelle, welche nach allen Seiten Fortsätze aussendet und so amöboide Form annimmt, wie das junge Hydra-Ei (in Fig. 13a, b sind die Fortsätze quer durchschnitten), beginnt die Auflösung der Nährzellen, indem die Umrisse unregelmäßig werden und der Kern verschwindet. Gleichzeitig treten auch die Pseudozellen als kleine, von Anfang an sich intensiv färbende Kügelchen auf, welche rasch heranwachsen und die eigenthümliche kernähnliche Form, wie sie CIAMICIAN (10, p. 332) und TICHOMIROFF (l. c.) beschreiben, annehmen, sich aber von

Kernen durch die starke Färbung besonders der peripheren Partie unterscheiden lassen. Ich stimme somit hinsichtlich der Entstehung der Pseudozellen ganz mit CIAMICIAN und WEISMANN überein; sie gehen nicht direkt aus den Kernen der Nährzellen hervor, wie TICHOMIROFF behauptet, und sind homolog den Pseudozellen des Hydra-Eies. Ich glaube, dass der letztere Autor sich durch das kernähnliche Aussehen dieser Gebilde hat täuschen lassen.

Wenn das Ei genügend Dottermaterial aufgenommen hat, beginnt es die Fortsätze einzuziehen, sich nach allen Seiten abzugrenzen und bestimmtere Form anzunehmen. Im Allgemeinen ist die letztere unregelmäßig ellipsoidisch, die der Gonophorwand zugekehrte Seite ist konvex, die dem Spadix anliegende konkav (Taf. XXXIII—XXXV). Im Einzelnen wechselt aber die Form sehr. Zuweilen rundet sich das Ei völlig zu einer Kugel ab, in anderen Fällen kann es ganz flach werden; es kann nach allen Seiten gleichmäßig gebildet sein, so dass der Schnitt, wie man ihn auch führt, immer dasselbe Bild zeigt, oder es wölbt sich auf einer Seite stark vor, auf der anderen breitet es sich aus, oder es kann an verschiedenen Stellen große oder kleine Einbuchtungen zeigen, kurz die Form variiert sehr, immer aber lässt sich eine konkave und konvexe Seite unterscheiden.

Die Ursachen für diesen Wechsel der Form sind leicht erkennbar. Sie ist davon abhängig, ob und wie viele andere Eier noch außerdem im Gonophor liegen. Kann das Ei den Raum allein oder fast allein einnehmen, so dehnt es die Gonophorwand aus und drängt den Spadix zur Seite und nimmt Kugelgestalt an. Liegen aber noch andere Eier im Gonophor, so ist klar, dass das Ei, da der Raum derselbe bleibt, und ein jedes Ei bestrebt ist möglichst weit sich auszudehnen, mehr oder weniger stark zusammengepresst wird, und dieses wird am stärksten der Fall sein, wenn ältere Stadien, besonders Actinulae, sich im Gonophor befinden. Das Ei wird dann nicht nur in der Richtung Gonophorwand-Spadix zusammengedrückt, sondern oft auch aus der Lage gedrängt, oder es presst sich eine Actinula in die nachgiebigere Masse des Eies ein, ja schon ihre Tentakel verursachen Eindrücke, kurz es entstehen ganz verschiedene Formen. Da die begrenzenden Flächen, Gonophorwand und Spadix, im Allgemeinen dieselben bleiben, so bleibt die Unterscheidung einer konvexen und konkaven Seite bestehen.

Der Bau des Eies von *Tubularia* zeigt, wie HAMANN (l. c. p. 511) schon angiebt, eine Sonderung des Inhaltes in eine Randschicht und eine centrale Masse (Fig. 7—12 u. A.). In der ersteren ist das Protoplasma sehr dicht und entbehrt meist der Pseudozellen, sie bildet den



Abschluss des membranlosen Eies nach außen. An der Innenseite ist sie ziemlich scharf von dem weitmaschigen Netz der centralen Masse abgesetzt. In den Vacuolen verschiedener Größe liegen die in der Zahl wechselnden Pseudozellen, deren Bau CIAMICIAN (10, p. 332) eingehend beschrieben hat, unregelmäßig zerstreut umher. Außer den Pseudozellen erkennt man mit starken Vergrößerungen noch andere sich weniger färbende Kügelchen, welche wohl auch dem Dotter zuzurechnen sein werden.

### III. Reifung und Befruchtung.

(Taf. XXXIII, Fig. 7—12.)

Meine Beobachtungen über die Reifung und Befruchtung sind leider nicht ohne Lücken geblieben; theilweise lag es an der für die Erkennung dieser Vorgänge oft nicht ausreichenden Konservirung, so dass sichere Stadien häufig undeutlich waren, theilweise aber auch daran, dass man in Folge der geringen Durchsichtigkeit des Gonophors und des Wechsels der Lage und der Form des Eies vor der Behandlung nicht entscheiden konnte, auf welchem Stadium sich das letztere befand, und man daher zu sehr dem Zufall überlassen war, und das Kombiniren der Bilder erschwert wurde. Immerhin ließ sich trotz der Lücken ein allgemeines Bild über den Verlauf dieser Vorgänge gewinnen, und konnten frühere Angaben theilweise berichtigt und ergänzt werden. Ich hebe hervor, dass für die folgende Darstellung nur solche Bilder in Betracht gekommen sind, welche einen Zweifel an der Deutung nicht zuzulassen schienen.

Schon während des Wachstums des Eies rückt das Keimbläschen der Peripherie, d. h. der der Gonophorwand zugekehrten Seite zu und legt sich ihr so dicht an, dass nur ein schmaler Saum von Protoplasma es außen überzieht (Fig. 7, 8). Veränderungen sind sehr gering, kaum wahrnehmbar, höchstens lässt sich ein geringes Wachstum und weitere Vertheilung des Chromatins durch den Kernraum konstatiren, wodurch das Keimbläschen auch bei starker Vergrößerung fast homogen erscheint. Der Nucleolus, welcher sich stets auch im peripher liegenden Keimbläschen findet, wie ich im Gegensatz zu TICHOMIROFF (l. c. p. 8, Fig. 5 u. 6) angeben muss (Fig. 7, 8), scheint nicht zu wachsen. Er ist noch vorhanden, wenn die Chromosomen der Richtungs-spindel sichtbar werden (Fig. 8<sup>1</sup>). Dieselben scheinen stets an der Peripherie des Keimbläschens zuerst aufzutreten. Sie sind kurz, dick und färben sich intensiv und sind im Gegensatz zu dem eine Vacuole im

<sup>1</sup> Auf diese Figur gehe ich unten näher ein.

Inneren zeigenden Nucleolus völlig homogen. Die nächsten Umwandlungsstadien des Keimbläschens habe ich nicht gesehen. Die Fig. 9 zeigt schon ein Stadium kurz vor der Ausbildung der Richtungsspindel. Die Chromosomen, deren Zahl sich wegen der dichten Aneinanderlagerung nicht genau feststellen lässt, aber nicht viel mehr als 12 betragen mag, haben sich noch nicht zur Äquatorialplatte angeordnet, der achromatische Theil zeigt noch Ausläufer nach verschiedenen Seiten. Das Bild ähnelt so sehr ähnlichen bei *Hydra* beobachteten, dass ich annehmen möchte, die Richtungsspindel, welche ich ausgebildet nicht getroffen habe, bilde sich auch hier wie bei *Hydra* in allen Theilen nur aus dem Keimbläschen ohne eine Betheiligung von Zellprotoplasma, und weiter, dass sie auch ohne Polstrahlung ist und Tonnenform besitzt. Andere Bilder von diesem Stadium und von der zweiten Richtungsspindel machen diese Vermuthung wahrscheinlich, doch waren sie zu schlecht erhalten, um mich auf sie stützen zu können. TICHOMIROFF (l. c. p. 43) giebt an, dass eine Strahlung vorhanden sei und auftrete außerhalb des Keimbläschens vor der Auflösung desselben, doch lässt mich seine Fig. 9 eher vermuthen, dass der hier gezeichnete Kern gar nicht das Keimbläschen ist, sondern vielleicht ein Furchungskern, weil er nicht dicht an der Peripherie in der Rindenschicht liegt, wie es beim Keimbläschen nach meinen Beobachtungen stets der Fall ist. Die Richtungsspindel selbst hat er auch nicht beobachtet.

Es werden zwei Richtungskörper gebildet. Dieselben sind wegen ihrer Kleinheit schwer aufzufinden. Sie unterscheiden sich von Kernen der Gonophorenwand oder von kleinen über dem Ei manchmal liegenden Keimzellenkernen scharf durch den Mangel eines Nucleolus, durch das Vorhandensein von Chromosomen und durch ihre eng dem Ei anliegende Lage (Fig. 10, 10a). Die letztere rührt daher, dass sie sich in eine Gallerthülle, welche das Ei umgiebt, einbetten. Dieselbe ist den früheren Autoren entgangen, nur TICHOMIROFF (l. c. p. 24) berichtet, dass er auf Präparaten eine deutlich sich vom Ei absetzende Haut gesehen habe. Ich habe sie erst mit Sicherheit erkannt nach Abschnürung des ersten Richtungskörpers. Sie umschließt das ganze Ei, färbt sich mit Hämatoxylin, sie ist von geringer Dicke, doch scheint sie im Leben breiter zu sein. Dort nämlich, wo die Richtungskörper liegen (Fig. 10), weicht sie aus einander und umschließt diese auf beiden Seiten. Ich möchte glauben, dass hier durch die Richtungskörper die wirkliche Dicke erhalten, an den übrigen Stellen die Hülle dagegen geschrumpft ist.

CIAMICIAN (40, p. 336) und TICHOMIROFF (l. c. p. 14) geben an, die Richtungskörper gesehen zu haben. Der Erstere will sie sogar noch an

dem sich furchenden Ei beobachtet haben. Seine Fig. 23—26, welche mit einer noch geringeren Vergrößerung als die meinige Fig. 40a gezeichnet sind, lassen aber wegen der Größe der als Richtungskörper gedeuteten Gebilde erkennen, dass es nicht diese sind. TICHOMIROFF giebt die Vergrößerung seiner Fig. 8, welche die Richtungskörper darstellen soll, nicht an, doch ist es mir, da in dem einen ein deutlicher Nucleolus gezeichnet ist und da er bemerkt, dass er sie abgetrennt vom Ei gefunden hat, wahrscheinlich, dass auch er nicht die wirklichen Richtungskörper gesehen hat.

Der im Ei gebliebene Chromatinrest wandelt sich zum Eikern um (Fig. 40, 40a). Er ist ein kugeliges Bläschen, er liegt peripher, doch außerhalb der Rindenschicht. Die in der Fig. 40 sichtbaren Chromatinteile möchte ich wegen ihrer unregelmäßigen Form nicht für Nucleolen halten, sondern für Chromosomen. Ob ein Befruchtungsgrübchen gebildet wird, wie bei Hydra, kann ich nicht sagen, glaube es indessen nicht, da man das Spermatozoon schon vor Beendigung der Richtungskörperbildung im Ei zuweilen beobachtet. Auch der Ort, wo es eindringt, scheint zu wechseln, da man es auch an anderen Stellen findet als in der Gegend des Richtungskörperpoles. Die Form des Spermatozoons ist pfeilförmig (Fig. 44, 44a); vielleicht entspricht der in der Fig. 44 sichtbare ungefärbte Theil dem bei anderen Thieren beobachteten achromatischen Theile; da indessen die an der Peripherie liegenden Spermatozoen ihn nicht zeigen, ist es mir wahrscheinlicher, dass es der Anfang des Bläschens ist, in das sich dasselbe stets umwandelt. Eine Strahlung war immer vorhanden; ob auch am Eikern, ist ungewiss, es scheint vielmehr, dass die in der Fig. 40 gezeichnete, den Eikern umgebende als dem Spermatozoon (Fig. 44) zugehörig zu betrachten ist. Verschmelzungsstadien des Ei- und Spermakernes habe ich nicht gefunden, doch muss diese eintreten, da ich den Furchungskern häufiger beobachten konnte. Derselbe erscheint völlig homogen, besitzt keinen Nucleolus, und ist stets durch eine große Strahlung ausgezeichnet. Er liegt wie der Eikern nahe der Peripherie (Fig. 42).

Als abnorme Erscheinungen habe ich das einmal beobachtete Vorkommen von zwei Keimbläschen in einem Ei und einige Fälle von Polyspermie anzuführen. Dass die in der Fig. 8 gezeichneten zwei Kerne Keimbläschen sind und nicht etwa Spermakern und Eikern oder zwei Furchungskerne, scheint einmal aus ihrer völligen Übereinstimmung im Bau und in der Größe mit anderen Keimbläschen, dann aus ihrer Lage direkt an der Peripherie des Eies und endlich aus dem Mangel jeglicher Strahlung hervorzugehen. Der Fall erscheint desshalb interessant, weil man aus dem Wandern der beiden gegen einen und



denselben Punkt ansehen kann, wie streng fixirt dieser, der Richtungskörperpol, ist.

Polysperme Eier, welche, da auch TICHOMIROFF (l. c. p. 16) sie beobachtete, nicht selten bei *Tubularia* vorzukommen scheinen, machten sich kenntlich durch viele kleine verwaschene Strahlungen, in deren Mitte man zuweilen noch ein Chromatinkorn, wahrscheinlich das unveränderte Spermatozoon sehen kann, meist aber keine Spur davon findet. Die betreffenden Eier waren ferner noch dadurch ausgezeichnet, dass sich an der Außenseite des Eies eine dichte Menge von Spermatozoen angesammelt hatte. In einzelnen Fällen traf ich auch in Eiern, die schon in der Furchung begriffen waren, neben dem Kern derartige kleine Strahlungen, welche vielleicht auch überzähligen Spermatozoen zuzuschreiben waren.

Im Anschluss an dieses Kapitel möge noch die für die Beurtheilung der Furchung, der Entodermbildung, der Lage des Mundes und Anderes wichtige Frage, ob das Ei von *Tubularia* sich während des ganzen Verlaufes der Entwicklung orientiren lässt oder nicht, beantwortet werden. Der große Wechsel in der äußeren Form des Eies lässt schon vermuthen, dass zugleich auch eine Verschiebung der Theile im Inneren stattfinden wird.

Im Allgemeinen lässt sich feststellen, dass das Keimbläschen ziemlich gegen die Mitte derjenigen Seite des Eies, welche der Gonophorwand zugekehrt ist, wandert. Da man hier auch oft die Richtungskörper, den Eikern und den Furchungskern findet, so könnte man glauben, dass das Ei seine anfängliche Lage wenig verändere. Indessen ist dieses durchaus nicht der Fall, im Gegentheil ist diese Orientirung selten noch auf späteren Stadien nachzuweisen.

Schon die Richtungskörper liegen an der konvexen Seite des Eies bald in der Mitte, bald seitlich, und dieses lehrt, dass es unmöglich ist, einen bestimmten Punkt, etwa den mittelsten jener Seite immer als Richtungskörperpol anzunehmen, dass man höchstens von einer oberen und unteren »Seite« sprechen kann. Indessen ist auch dieses falsch. Da die ersten Furchungskerne peripher liegen bleiben und die ersten Furchen von dieser Seite bei regelmäßigem Verlauf der Furchung einzuschneiden beginnen, so ist im Anfang eine sichere Orientirung noch möglich. Man erkennt dann alsbald, dass bei den einzelnen Eiern der Richtungskörperpol ganz verschieden liegt. Er kann seine anfängliche Lage, d. h. in der Mitte der konvexen Seite, beibehalten, oder er kommt in Folge einer Verschiebung des Eies um  $90^\circ$  an der Seite zu liegen, und zwar entweder so, dass er der Öffnung des Gonophors zugekehrt ist, oder gerade nach der entgegengesetzten Seite, was seltener

vorkommt. Spätere Stadien nach der Entodermbildung, wo eine genaue Orientirung in Folge der Möglichkeit, die aborale und orale Hälfte des Embryos zu unterscheiden, wieder gewonnen ist, lassen sogar mit Sicherheit darauf schließen, dass das Ei sich völlig umkehren kann, so dass der Richtungskörperpol an der dem Spadix zugewandten Seite zu liegen kommt.

Die Ursachen für diese Verschiebungen des Eies während der Entwicklung sind zum Theil dieselben, welche auch die Form beeinflussen, zum Theil mögen sie auch in den Bewegungen des Spadix und in den Kontraktionen der Gonophorhüllen, welche CIAMICIAN (10, p. 336) und CONN (l. c. p. 484) beobachteten, zu suchen sein.

Es scheint, dass besonders TICHOMIROFF, welcher nicht nur im Beginn der Furchung, sondern auch noch auf späteren Stadien das Ei derart orientirt, dass er die Seite, welche der Gonophorwand anliegt, als die »obere« (obere = animale), die entgegengesetzte als die »untere« Seite betrachtet, sich durch die fast immer bleibende Unterscheidung einer konvexen und konkaven Seite, welche in dem Gleichbleiben der Begrenzungsflächen, der Gonophorwand und des Spadix, wie ich oben schon sagte, ihren Grund hat, getäuscht worden und zu der Annahme geführt ist, dass das Ei seine Lage nicht verändere.

#### IV. Furchung und Entodermbildung.

(Taf. XXXIII, Fig. 43—45; Taf. XXXIV.)

Nach CIAMICIAN (10, p. 336 ff.), welcher die Furchung und Keimblätterbildung bei *Tubularia* zuerst eingehender untersuchte, ist der Verlauf derselben kurz folgender: Die Furchung ist inäqual; schon nach der zweiten Theilung, welche eine äquatoriale ist, macht sich zwischen den zwei oberen und unteren Kugeln ein Unterschied in der Größe geltend, indem die oberen kleiner sind. Bei der weiteren Furchung eilen diese kleineren Zellen den größeren, deren Zahl sich nur auf vier erhöht, voraus und umwachsen sie allmählich ganz: die Entodermbildung erfolgt mithin durch Epibolie. Alle späteren Autoren außer TICHOMIROFF weisen die Beobachtungen als irrig zurück. Zuerst geben BALFOUR und KLEINENBERG (2, p. 148 Anm.) an, dass »es ihnen nicht gelungen sei eine epibolische Gastrula oder überhaupt eine solche Unregelmäßigkeit aufzufinden«. Ihnen schließen sich METSCHNIKOFF (39, 40), HAMANN (l. c. p. 511) und CONN (15, p. 484) an. Der Erste giebt in der späteren Arbeit (40) für *Tubularia* eine »quasireguläre Furchung« an, nach HAMANN ist sie völlig total äqual: »Der Zweitheilung des Eies folgt eine Vierteilung und so fort. Das Ende der Furchung führt zu einem Zellkomplex von gleichen Zellen ohne Höhle im Inneren.« Etwas

ausführlicher ist die Mittheilung COXX's: »The segmentation is not perfectly regular and very frequently presents appearances which resemble an epibolic gastrula. Further study however shows that this resemblance is only superficial, being due to slight irregularities and to difficulties of observation. The segmentation proceeds in a perfectly normal way and a typical morula is reached.« TICHOMIROFF (44) dagegen nähert sich wieder CIAMICIAN. Nach ihm treten zuerst zwei meridionale Furchen auf, alsdann schnüren sich am oberen Pol kleinere Zellen ab, die durch schnellere Theilung die unteren größeren zu umwachsen beginnen. Doch tritt eine völlige Umwachsung nicht ein, indem später auch die unteren Zellen durch Theilung Zellen ins Innere abschnüren. Eine Furchungshöhle wurde nicht beobachtet, als Endstadium der Furchung giebt auch er wie die übrigen Autoren eine solide Morula an. Die Entodermbildung erfolgt nach allen Autoren außer nach CIAMICIAN, auch nach TICHOMIROFF, obwohl er doch eine inäquale Furchung angiebt, durch Spaltung der Morula.

Um die sehr unregelmäßig verlaufende Furchung nur einigermaßen verfolgen zu können, ist unbedingt nothwendig, vollständige und viele Serien zu untersuchen und Schnitt für Schnitt die Umrisse der Zellen und die Kerne aufzuzeichnen; denn wegen der wechselnden Form, wegen der Verschiedenheit in der Größe und Form der Zellen und wegen der Unregelmäßigkeit der Furchung erhält man die mannigfachsten Bilder, deren Zusammenhang und Deutung nur durch die obige, allerdings etwas umständliche Untersuchungsweise ermittelt werden kann. Es gelang hierdurch festzustellen, dass die Furchung im Wesentlichen auf zwei ganz verschiedene Weisen verläuft: entweder folgt jeder Kerntheilung auch eine Zelltheilung, oder es tritt zunächst eine Vermehrung der Kerne ein, und dann beginnt erst eine auf einer Seite anfangende, dann allmählich fortschreitende Abfurchung der mehrker-nigen großen Zelle. Ob hiermit alle Furchungsweisen erschöpft sind, muss ich dahingestellt sein lassen, glaube aber, dass sich dieselben dem ersten oder dem zweiten Modus anreihen lassen.

Erster Furchungsmodus. In Folge der peripheren Lage des Furchungskernes beginnt die erste Furche von hier aus einzuschneiden in ganz ähnlicher Weise wie bei *Hydra*, *Gonothyraea* (BERGH, 54) u. A. und allmählich nach dem anderen Pole fortzuschreiten. Meist aber tritt, wie auch bei jenen Formen beobachtet wurde, schon eine neue Kerntheilung ein und wird die zweite Furche schon sichtbar, bevor die erste das Ei ganz durchschnitten hat. Die auffallenden, für das sich furchende *Hydra*-Ei charakteristischen amöbenartigen Veränderungen



des Eies fehlen bei *Tubularia* oder sind wenigstens nicht in so hohem Grade vorhanden.

Die ersten zwei Furchen stehen senkrecht zu einander und sind meridional, wie TICHOMIROFF (l. c. p. 48) richtig beobachtete. Die Angabe CIAMICIAN'S (10, p. 337), welcher die Furchung am lebenden, im Gonophor liegenden Ei verfolgte, dass die zweite Furche äquatorial verläuft, ist vielleicht dadurch zu erklären, dass das Ei während der Beobachtung eine Verlagerung um  $90^\circ$  erfahren hat und deshalb die zweite in Wirklichkeit meridionale Furche als eine äquatoriale erschien.

Diese ersten zwei Theilungen trifft man sehr oft, das zweizellige Stadium ist fast immer ziemlich regelmäßig hinsichtlich der Größe und Lage der Zellen. Die Lagerung der vier Blastomeren kann die gewöhnliche wie bei total äqual sich furchenden Eiern sein, indem von oben gesehen der Umriss der vier Zellen ein Quadrat ist (Fig. 13). Gewöhnlich aber wird das Quadrat zu einem mehr oder weniger regelmäßigen Parallelogramm (Fig. 14 d). Die Zellen können hierbei ihre allgemeine Lagerung zu einander bewahren, zu zwei Paaren angeordnet sein, sie können aber auch derart verschoben werden, dass alle vier Zellen um den Spadix in einer Reihe neben einander angeordnet sind. Die Fig. 13, 13 a können hierzu eine Erläuterung geben. Die erste Furche hat das Ei durchschnitten, die zweite erst etwa zur Hälfte. In der oberen, abgefurchten Partie (Fig. 13) liegen die Zellen in regelmäßiger Weise; geht man aber weiter nach unten, so erkennt man (Fig. 13 a), dass diese Lagerung hier nicht möglich ist, weil die eine Zelle (1) von der anderen (2) abgedrängt ist und daher eine ganz andere Lage hat als in der oberen Hälfte. Die Ursache ist darin zu suchen, dass das andere noch im Gonophor liegende Ei (b), welches noch ungefurcht ist, nicht auf derselben Höhe liegt. Daher kann das sich furchende (a) in dem Theile des Gonophors, wo es den Raum fast ganz für sich hat (Fig. 13), sich ausdehnen, im unteren Theile (Fig. 13 a) aber wird es zusammengedrückt, und zwar um so mehr, je größer das andere Ei wird.

Die dritte Furche scheint ebenfalls eine meridionale zu sein. Die Fig. 14 a—d zeigen ein vierzelliges Stadium im Beginn einer neuen Theilung. Da die vier Zellen im Gonophor auf ungleicher Höhe lagen, und dieses in querer Richtung durchschnitten wurde, so konnten die vier Kerne nicht auf einem Schnitt getroffen werden, wie es das Schema Fig. 14 d zeigt. Während man bei *Hydra*, *Gonothyrea* u. a. beobachtet, dass bereits mit der ersten Theilung des Eies die Kerne aus der peripheren Lage allmählich dem Centrum zurückken, bleiben die Kerne hier peripher liegen. Hierdurch lässt sich der Verlauf der

ersten zwei Furchen leicht ermitteln (Fig. 44 d, I, II). Von den vier Kernen ist der eine, 3, in der Theilung noch nicht so weit vorgeschritten als die anderen, doch lässt die Lage der Äquatorialplatte vermuthen, dass die Spindel sich in gleicher Richtung legen wird wie die der Zelle 1 (Fig. 44 d). Aus der Lage der Spindeln nun geht hervor, dass die dritte Furche wieder meridional verläuft, doch bei je zwei Zellen verschieden, was vielleicht darin seinen Grund hat, dass das eine Paar eine Verschiebung erlitten hat.

Auch das achtzellige Stadium (Fig. 45) scheint für einen derartigen Verlauf der dritten Theilung zu sprechen; wenigstens lässt sich meiner Ansicht nach sonst die Lage der acht Zellen zu einander nicht erklären. Von ihnen sind vier weit größer als die anderen, doch liegen die großen und kleinen unregelmäßig, so dass eine Zurückführung dieses Stadiums auf ein vierzelliges, wie es die Fig. 43 und 44 zeigen, vielleicht nicht berechtigt ist.

Ein Stadium von 16 Zellen habe ich zwar gefunden (Fig. 46), doch waren bereits vier Zellen in neuer Theilung, so dass es wahrscheinlich nur ein Übergangsstadium ist. Aus der Lagerung der Zellen ließ sich nicht auf den Verlauf der früheren Theilungen schließen<sup>1</sup>.

Es konnte scheinen, da das zwei- und vierzellige Stadium mit großer Regelmäßigkeit vorkommen, dass die Furchung in gleich regulärer Weise weiter verläuft, indessen scheint dieses sehr selten der Fall zu sein. Weit häufiger begegnet man Stadien mit 6, 10, 12 und 24 Zellen, wie auch TICHOMIROFF beobachtete. Das sechszellige Stadium kann entweder dadurch entstehen, dass nach der Zweitheilung die eine Zelle in der Theilung voraus eilt, und zwar so sehr, dass sie schon wieder zum zweiten Male sich theilt, während die erste zu einer neuen Theilung sich anschickt, oder dadurch, dass ein reguläres vierzelliges Stadium sich unregelmäßig weiter furcht. Je weiter die Furchung fortschreitet, um so schwerer ist es natürlich ihren Verlauf zu erkennen, da selbst Stadien mit einer gleichen Anzahl von Zellen in der ganzen Form sowie in der Form und der Lage der Zellen verschieden sind.

So unregelmäßig aber auch die Furchung verläuft, die Blastomeren lagern sich früh schon in einer einzigen Schicht, es entsteht immer eine Blastula. Ich habe kein Stadium, das weniger als 24 Zellen zeigte, getroffen, das nicht die einschichtige Anordnung derselben erkennen ließ. Die Form der Blastula ist verschieden und richtet sich nach dem Vorhandensein oder Fehlen anderer Eier im Gonophor wie die des unfurchten Eies (Fig. 47—24); sie kann mehr oder weniger kugelförmig

<sup>1</sup> Die Zelle a in Fig. 46 liegt wie die übrigen in der Peripherie, wie andere Schnitte zeigen, nicht im Inneren.

oder abgeplattet sein. Die Größe und die Form ihrer Zellen wechselt ebenfalls. Selten (Fig. 19, 24) findet man eine Blastula, deren Zellen wie bei anderen zu einem gleichmäßigen Epithel angeordnet sind; meist (Fig. 17) sind sie unregelmäßig gestaltet, niedrig und breit oder hoch und schmal, zuweilen sind sie auf der Innenseite abgerundet, manchmal nicht.

Große und kleine Zellen zeigen oft eine bestimmte Anordnung, indem die einen nur an einer Seite der Blastula liegen, die anderen an der entgegengesetzten (Fig. 18). Dass aber dieses immer der Fall ist, wie TICHOMIROFF behauptet, muss ich sowohl für die Blastula, die dieser Forscher eben so wenig wie ein anderer gesehen hat, wie für die anderen Stadien bestreiten. Man findet oft genug die großen Zellen unregelmäßig zwischen den kleinen liegend, und häufig ist dieser Unterschied nicht vorhanden.

Eine Furchungshöhle, welche auffälligerweise keiner der früheren Beobachter außer CIAMICIAN gesehen hat, ist fast stets vorhanden; ich habe nur einen Fall (Fig. 20) getroffen, wo sie nicht, vielleicht richtiger, noch nicht ausgebildet war; selbst wenn sie sich nicht bildete, dürfte dadurch an der Auffassung, dass dieses Stadium einer Blastula gleichwerthig ist, nichts geändert werden, wie die einschichtige Anordnung der Zellen beweist. Die Furchungshöhle ist oft schon sehr früh erkennbar, auf Stadien mit sechs oder acht Zellen, zuweilen tritt sie erst später auf. Sie kann klein bleiben (Fig. 18) oder zu bedeutender Größe heranwachsen (Fig. 21), sie kann regelmäßige oder unregelmäßige Gestalt zeigen je nach der Form und Größe der Blastula und ihrer Zellen.

Wenn die Theilung der Zellen bis auf etwa 30 — in einzelnen Fällen vielleicht auch etwas mehr oder weniger — vorgeschritten ist, beginnt die Entodermbildung, und zwar erfolgt sie durch Quertheilung der Blastodermzellen (Fig. 22 a). Ob auch eine Einwanderung ganzer Zellen in die Furchungshöhle vorkommt wie bei Hydra, ließ sich mit Sicherheit nicht entscheiden. Man findet zuweilen Zellen, welche mit schmaler Basis an der Blastodermwand sitzen und mit ihrer inneren Hälfte sich in die Furchungshöhle vorwölben, so dass sie ganz das Bild von einwandernden Zellen darbieten, aber derartige Zellen beobachtet man auch schon auf Stadien, wo noch keine Entodermbildung erfolgen kann. Indem diese Zelltheilung weiter sich fortsetzt und auch die abgeschnürten Entodermzellen sich vermehren, wird die Furchungshöhle rasch oder langsam je nach ihrer Größe verdrängt. Noch auf vorgeschrittenen Stadien der Entodermbildung findet man oft einzelne Lücken zwischen den Entodermzellen, schließlich verschwinden auch



diese, und das Endresultat ist ein mehrschichtiger Zellenhaufen, das als *Morula* bezeichnete Stadium (Fig. 27).

**Zweiter Furchungsmodus:** Dieser Modus unterscheidet sich von dem vorigen in erster Linie dadurch, dass die Kerne sich vermehren, dagegen die Zelltheilung Anfangs unterbleibt. Derartige mehrkernige Eier sind bei flüchtiger Betrachtung nicht von anderen ungefurchten zu unterscheiden, und hierin ist vielleicht der Grund zu suchen, dass sie den früheren Beobachtern entgangen sind.

Durchsucht man eine Schnittserie durch ein solches mehrkerniges Ei, so scheinen die Kerne sehr zerstreut und ohne Ordnung vertheilt zu sein. Durch Aufzeichnen der Schnitte und Zählen der Kerne erkennt man, dass im Gegentheil eine große Regelmäßigkeit vorhanden ist. Man findet 8, 12, 16 Kerne; ein Stadium mit vier Kernen ist mir nicht zur Beobachtung gekommen, doch muss dieses zweifellos auftreten. Mehr als 16 Kerne habe ich nicht gezählt, doch da in Eiern, welche die Abfurchung begonnen hatten, in der großen mehrkernigen Zelle noch eine größere Zahl sich fand, so ist nicht unmöglich, dass die Theilung der Kerne noch weiter gehen kann, ehe Zellen sich abzuschnüren beginnen.

Wenn man ferner die Vertheilung der Kerne feststellt, so tritt eine weitere Regelmäßigkeit hervor; sie liegen nämlich immer nur in einer Hälfte des Eies und die Mehrzahl der Peripherie ziemlich nahe. Man darf wohl mit Recht diese Vertheilung so erklären, dass an dieser Seite der Furchungskern lag, und dass die Kerne nach der Theilung hier liegen blieben, nicht sich im ganzen Ei vertheilten. Diese Seite entspricht demnach der wirklichen »oberen« Seite des Embryo, d. h. hier liegt der Richtungskörperpol.

In Folge der hierdurch gewonnenen Möglichkeit einer Orientirung lässt sich der weitere Verlauf der Furchung weit leichter übersehen als diejenige nach dem ersten Modus.

Am Richtungskörperpole beginnt die Abfurchung des Eies. Die Kerne rücken allmählich an die Peripherie (Fig. 24, 25, 25 a), und um sie schnürt sich eine meist ziemlich gleich große Plasmamenge ab. Zwischen diesen kleinen und der einen großen, noch ungetheilt bleibenden, mehrkernigen Zelle tritt frühzeitig eine kleine Furchungshöhle auf (Fig. 25, 25 a, 26 c). Die Kerne der großen Zelle scheinen in einzelnen Fällen sich auch nach Beginn der Abfurchung noch weiter zu theilen, da man Theilungsfiguren findet.

Die Bildung kleiner Blastomeren setzt sich an der Peripherie weiter fort, und der Process umgreift mehr und mehr die große Zelle, so dass ein Ei auf diesem Stadium ganz das Bild einer Umwachsung der

großen durch kleine Zellen, wie es CIAMICIAN angiebt, gewährt. Eine solche tritt aber niemals ein. Wenn nämlich die Zahl der Kerne sich bis auf wenige verringert, und die große Zelle selbst an Größe verloren hat, so beginnt auch sie sich zu theilen, und zwar in der Längsrichtung, so dass die Theilstücke auch Blastomeren werden. Es lassen sich dann Anfangs noch mehrere große Zellen (Fig. 23, 28 a, 28 b) auf der einen Seite des Embryo unterscheiden, durch weitere Theilung verliert sich die Verschiedenheit in der Größe.

Ehe aber die Furchung so weit vorgeschritten ist, beginnt bereits ein neuer Process, die Entodermbildung, indem die abgeschnürten kleinen Blastomeren durch Quertheilung Entodermzellen bilden. Dieselbe beginnt wie die Abfurchung am Richtungskörperpol (Fig. 25, a, 25 a) und schreitet mit derselben gleichmäßig vorwärts (Fig. 26 b, b). Ein solches Ei gewährt ein eigenthümliches Bild: in der oberen Hälfte ist das zweite Keimblatt schon gebildet (Fig. 26 a, 26 b), in der unteren dagegen liegt noch immer die große Zelle (Fig. 26 a, b, c, a), welche noch mehrere, in dem abgebildeten Fall z. B. noch sechs Kerne besitzt und noch kleine Zellen abschnürt.

Die Furchungshöhle bleibt in Folge der frühen Entodermbildung klein und wird immer mehr von der oberen Hälfte des Eies auf die untere verdrängt (Fig. 26, 28) und zuletzt vollständig. Ich habe nicht beobachtet, dass auch die große Zelle, so lange sie mehrkernig ist, sich an der Entodermbildung betheiligt. Vielmehr findet man noch auf späten Stadien, dass sie oder ihre Theilstücke nur in der Längsrichtung sich theilen (Fig. 28 b, c).

Variationen in diesem Furchungsmodus können auf verschiedene Weise entstehen. Die Furchung kann schon beginnen, wenn die Zahl der Kerne nur vier oder sechs beträgt. Das Ei zerfällt dann gleichzeitig in vier bezw. sechs Zellen, wobei die Furchen ohne Gesetzmäßigkeit von verschiedenen Seiten einschneiden. Der weitere Verlauf der Furchung dürfte sich dem ersten Modus nähern. Eine andere Abweichung ist folgende: das Ei enthielt 12 Kerne, eine Furche theilte das Ei in zwei sehr ungleich große Hälften, in der einen lagen vier Kerne, in der anderen acht. Ich habe einen derartigen Fall nur einmal beobachtet, doch mögen vielleicht solche sich hieran anschließen, wo die Furchung scheinbar nach dem ersten Modus verlaufen war, aber in einigen Zellen mehrere Kerne lagen.

Ich unterlasse es, noch andere Unregelmäßigkeiten anzuführen, weil eine richtige Deutung nicht möglich ist.

Eine kurze Erörterung verlangt noch die Frage, ob die Entodermbildung polar oder multipolar verläuft.

Für die Eier, welche sich nach dem ersten Modus furchen, ist dieselbe schwer zu beantworten, weil man dieselben nicht orientiren kann. Dass man radial gestellte Spindeln in verschiedenen Eiern bald auf dieser, bald auf jener Seite findet, ist deshalb noch kein Beweis dafür, dass die Entodermbildung multipolar verläuft, da das Ei in dem einen Fall so, im anderen so orientirt sein kann. Ein solcher wäre nur möglich, wenn man in einem und demselben Ei derartige Theilungen auf verschiedenen Seiten nachweisen könnte. Dieses ist mir nicht gelungen.<sup>1</sup>

Dagegen lassen die Eier, welche nach dem zweiten Modus sich furchen, keinen Zweifel. Einmal sahen wir, dass die Entodermbildung dort beginnt, wo auch die ersten Zellen abgeschnürt werden, und an dieser Seite liegt der Richtungskörperpol; ferner gelang es, in demselben Ei radial gestellte Spindeln in den peripheren Zellen nachzuweisen, welche so weit von einander entfernt lagen, dass man schwerlich die zwischen ihnen liegende Partie als einen Pol auffassen kann (Fig. 26a, 26b, b, Fig. 28a, a, 28b, b).

Ehe ich zur Beurtheilung der Furchung übergehe, will ich versuchen, die Angaben der früheren Beobachter, besonders CIAMICIAN's und TICHOMIROFF's, welche allein eingehender die Furchung verfolgten und durch Figuren erläutert haben, mit den meinigen in Einklang zu bringen. Außer den Fig. 30, 35 CIAMICIAN's, welche eine vollständige Umwachsung der großen Zellen darstellen sollen, können meiner Ansicht nach alle richtig sein, doch scheint es, dass die Autoren Stadien der beiden Furchungsweisen zusammengeworfen und demnach falsch kombinirt haben. So gehören meiner Ansicht nach die Fig. 23—26, 34—32 CIAMICIAN's dem ersten Modus, dagegen die Fig. 27—29, 33, 34 desselben und die Fig. 46 TICHOMIROFF's dem zweiten an. Es erklärt sich dieses dadurch, dass ihnen eben so wie den anderen Beobachtern entgangen ist, dass oft eine Kerntheilung eintreten kann, ohne dass eine Zelltheilung sogleich folgt. TICHOMIROFF hat bereits erkannt, dass eine Umwachsung der großen Zellen, welche CIAMICIAN angiebt, nicht stattfindet, sondern dass zuletzt dieselben sich ebenfalls theilen und nicht von der Peripherie abgeschlossen werden.

Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Furchung sind häufig bei Cnidariern beobachtet worden; so furcht sich z. B. das Ei von *Polyxenia leucostyla* manchmal äqual, manchmal inäqual, bei *Oceania armata* liegen die Blastomeren völlig ordnungslos (METSCHNIKOFF, 40), für viele Hydroidpolypen giebt derselbe Autor eine »quasireguläre« Furchung an, u. a., doch ist in allen diesen und ähnlichen Fällen in so fern eine Regelmäßigkeit vorhanden, als jeder Kerntheilung auch eine Zelltheilung folgt.



So weit ich die Litteratur kenne, sind aber auch drei Cnidarier bekannt, deren Furchung sich dem zweiten Modus von *Tubularia* nähert.

Von *Myriothela* berichtet KOROTNEFF (33, p. 188): »Nach der Befruchtung kommen in dem Entoplasma Zellen vor (wahrscheinlich nach der Art der freien Zellbildung), die sich theilen und deren Abkömmlinge sich gegen die Peripherie des Eies bewegen und in das feinkörnige Ektoplasma übergehen und da ein Blastoderm rund um das Ei bilden. Die Entstehung der Zellen dauert immer fort, und endlich verwandelt sich das Ei in einen Komplex von Zellen, eine Morula.« Ähnlich lautet eine Angabe HICKSON's (25, p. 195) über *Millepora plicata*. Der Furchungskern soll hier in kleine nucleolenartige Stücke zerfallen. Diese »migrate towards the centre of the ovum, where they form an equatorial zone of two or three rows. This zone divides into two clusters of fragments which, travelling first to the two poles, eventually are scattered over the whole ovum. At this stage, but not before, it is possible to discern in favourably stained specimens certain faint shadings in the substance of the young embryo, which indicate that each fragment is surrounded by its own proper protoplasm. The fragments have grown to such a size as to enable us to call them nuclei, and the young embryo has reached a stage which corresponds with the morula stage of other embryos«. Bei *Renilla* konnte WILSON (51, 52) sogar fünf bis sechs Furchungsweisen unterscheiden, indem zuerst eine Vermehrung der Kerne auf 8, 16, selbst 32 eintrat und dann zu verschiedener Zeit die Zelltheilung begann; diese erfolgte aber nicht wie bei *Tubularia* in der Weise, dass eine Zelle nach der anderen sich abschnürte, sondern gleichzeitig so viele Zellen sich bildeten als Kerne im Ei vorhanden waren. Außer diesen Furchungsarten hat WILSON noch andere, allerdings seltener beobachtet, welche sich dem ersten Modus von *Tubularia* anzuschließen scheinen.

Durch die scharfe Trennung der beiden Furchungsweisen in der Darstellung könnte vielleicht die Ansicht erweckt werden, dass die beiden in Wirklichkeit unvermittelt und nicht durch Übergänge verbunden wären. Das Vorkommen beider in einem Stock, das gleiche Endresultat weist schon darauf hin, dass die eine von der anderen abzuleiten, die eine nur eine Variation der anderen ist. Der erste Modus setzt der Beurtheilung weniger Schwierigkeit entgegen. Wenn man an die mannigfachen, die Furchung störend beeinflussenden Umstände denkt, so wird die Unregelmäßigkeit derselben, die Verschiedenheit in der Größe und Form der Zellen, die wechselnde Größe der Furchungshöhle u. A. nicht so auffallend erscheinen. Durch das konstant auf-

tretende Blastulastadium und die Art der Entodermbildung schließt sich *Tubularia* eng an *Eudendrium* (METSCHNIKOFF 40), wahrscheinlich auch an *Campanularia caliculata* (Derselbe 40) und *Halecium tenellum* (HAMANN 17) und ferner an *Hydra* (6) an; nur verläuft bei der letzteren Form in Folge der freien Lage des Eies die Furchung in völlig regulärer Weise. Man wird die Furchung am besten nach METSCHNIKOFF als »quasi-regulär« bezeichnen.

Beim zweiten Furchungsmodus liegt das am meisten Befremdende, wie mir scheint, in der allmählichen Abfurchung der mehrkernigen großen Zelle und der frühzeitigen Entodermbildung vor Beendigung des ersten Processes. Der Grund hierfür dürfte in der Lage der Kerne zu suchen sein. Würden dieselben sich gleichmäßig im Ei vertheilen, so würde wahrscheinlich ein gleichzeitiger Zerfall in so viele Zellen, als Kerne vorhanden sind, wie bei *Renilla* erfolgen. Dadurch aber, dass die Kerne in der oberen Hälfte des Eies liegen bleiben, ist dieses nicht möglich; um die peripher liegenden beginnen zuerst sich die zugehörigen Plasmamassen abzuschnüren, und die anderen Kerne müssen erst zur Peripherie wandern. Die zuerst gebildeten Blastomeren bleiben nun nicht so lange unthätig, bis das ganze Ei abgefurcht ist, sondern beginnen alsbald mit der Entodermbildung. Man könnte das Stadium, wo zwischen den kleinen Blastomeren und der großen Zelle eine Furchungshöhle auftritt, und noch keine Entodermzelle gebildet ist, als Blastula bezeichnen, indessen ist dieses von geringer Wichtigkeit. Die multipolare Entodermbildung, an welcher sich, wie hervorgehoben werden muss, nur die Blastomeren betheiligen, die große Zelle nicht eher, als bis sie selbst in solche zerfällt, zeigt klar, dass hier nicht eine inäquale Furchung, wie CIAMICIAN und TICHOMIROFF glauben, vorliegt, da diese eine polare Differenzirung, d. h. eine qualitative Verschiedenheit der Eihälften voraussetzt, sondern dass wir es hier ebenfalls mit einer Modifikation der totalen äqualen Furchung zu thun haben.

Die Frage, warum das eine Ei nach dem ersten Modus sich furcht, das andere nach dem zweiten, vermag ich nicht zu beantworten. Man könnte in einer Verschiedenheit der Dottermasse die Ursache suchen, indessen wenn man nach der Zahl der Pseudozellen auf dieselbe schließen darf, so scheinen die einen Eier nicht besser und nicht schlechter versorgt zu sein als die anderen.

## V. Die weitere Entwicklung des Embryo.

(Taf. XXXV.)

Wie aus dem im vorigen Kapitel Mitgetheilten ersichtlich ist, stellt das früher als Morula bezeichnete Stadium, der solide mehrschichtige Keim, nicht das Ende der Furchung, sondern der Keimblätterbildung dar. Dasselbe Stadium konnte auch bei Hydra (6) beobachtet werden. Der Hydrakeim scheint ebenfalls aus gleichen Zellen zusammengesetzt und wurde auch ja, bevor man die Bildung einer Cöloblastula und die Entstehung des zweiten Keimblattes erkannte, früher als Morula bezeichnet. Ehe die Ektodermzellen sich von Neuem theilten und zu einem gleichmäßigen Epithel anordneten, ließen sie sich nur durch die periphere Lage und den geringeren Reichthum an Pseudozellen von den Entodermzellen unterscheiden. Da die Pseudozellen bei Tubularia im Vergleich zu Hydra nur in sehr geringer Menge vorhanden sind, so fällt auch dieses Merkmal fort, und das äußere Keimblatt hebt sich vom inneren noch weniger ab. Der Bau der Zellen ist im Wesentlichen der folgende (Taf. XXXIV, Fig. 27, Taf. XXXV, Fig. 32): meist in der Mitte liegt der Kern, welcher sich besonders durch den Mangel einer Strahlung von Kernen der Furchungszellen unterscheidet; er wird umgeben von einer kleinen Protoplasmaansammlung, die in das die Zelle durchziehende sehr weitmaschige Netz übergeht. In den Lücken desselben liegen die Pseudozellen, im Ektoderm trifft man sie nur vereinzelt an.

Bei Hydra erfolgt nach der Beendigung der Bildung der Keimblätter zunächst die Sonderung derselben, indem die Zellen des äußeren Blattes sich rasch theilen, dadurch an Größe verlieren, cylindrisch werden und sich zu einem gleichmäßigen Epithel zusammenfügen, alsdann — von der Keimhüllenbildung jetzt abgesehen — spaltet sich vom Ektoderm die interstitielle Schicht ab. Diese beiden Processe sind auch bei Tubularia zu beobachten, indessen verlaufen sie nicht so scharf getrennt nach einander, sondern ziemlich gleichzeitig. Nur an einzelnen Stellen sieht man die Ektodermzellen Cylinderform annehmen und epithelartig sich anordnen. Meist erfolgt zu gleicher Zeit nicht nur Längstheilung, sondern auch Quertheilung, so dass nicht nur peripher liegende, sondern auch subepitheliale oder interstitielle Zellen gebildet werden (Fig. 32—34 *iz*). Das Ektoderm wird durch fortgesetzte Theilung der peripheren wie auch der subepithelialen bald mehrschichtig.

Die Entstehung der interstitiellen Schicht lässt sich sehr leicht verfolgen, weil bald zwischen Ekto- und Entodermzellen eine Ver-



schiedenheit im histologischen Bau bemerkbar wird. Mit der Theilung und der zugleich erfolgenden Verkleinerung der Zelle nämlich (Fig. 29, 30, 32—34) wird das Protoplasmanetz dichter, der Kern chromatinreicher, später tritt auch ein Nucleolus auf; in Folge dessen unterscheiden sich die Zellen bald durch ihre dunkle Färbung von den unverändert gebliebenen Entodermzellen.

Die Bildung der interstitiellen Schicht erfolgt nicht gleichmäßig am ganzen Keim. Meist eilt eine, die spätere aborale Seite (Fig. 29 *ab*) der anderen voraus. Ferner findet man in der Mitte der aboralen ein kleines Feld (Fig. 29 *drz*, die in Fig. 30, 34 dargestellten Schnitte haben dasselbe nicht getroffen), wo die Zellen früh sich zu einem regelmäßigen Cylinderepithel anzuordnen beginnen und auch etwas höher als die benachbarten sind. Ihre Höhe nimmt später zu, die Zellen lassen sich bald als die Drüsenzellen erkennen, welche, wie HAMANN (17) schon beobachtete, und wie es auch bei *Aurelia* (14) u. a. der Fall ist, den aboralen Pol, mit welchem der Embryo sich später festsetzt, einnehmen (Fig. 33 *drz*). Auf der entgegengesetzten Seite ist ebenfalls eine Stelle ausgezeichnet, weniger durch die Form der Zellen als durch den Mangel oder die geringe Ausbildung der interstitiellen Schicht (Fig. 31, 33 *m*). Hier bildet sich später der Mund. Leider lässt sich nicht konstatiren, ob hier wie bei *Hydra* der Mundpol mit dem Richtungskörperpol zusammenfällt oder nicht; wie die Fig. 29 und 35 zeigen, kann die aborale Seite (*ab*) bald der Gonophorwand zugekehrt sein, bald dem Spadix, d. h. der Embryo liegt sehr verschieden im Gonophor.

Die Abgrenzung der drei Schichten gegen einander ist abgesehen von dem histologischen Unterschied zwischen Ektoderm und Entoderm Anfangs keine scharfe. Die Epithelzellen zeigen im Allgemeinen mehr cylindrische Form und schließen sich eng an einander, während die interstitiellen polygonal sind und ordnungslos neben einander liegen, doch tritt der Unterschied wegen des gleichmäßigen, dunklen Aussehens beider Zellen wenig hervor. So lange noch keine Stützlamelle vorhanden ist, ist die Grenze zwischen den interstitiellen und den Entodermzellen ungleichmäßig, an einigen Stellen schieben sich die ersteren mehr in das Entoderm ein, in anderen ist die Breite der Schicht geringer.

Die nach der Bildung der interstitiellen Schicht alsbald beginnende histologische Differenzirung hat auch eine deutlich hervortretende Sonderung zur Folge. Im Ektoderm tritt eine Lockerung ein, indem die Epithelzellen Ausläufer zwischen die interstitiellen nach abwärts senden, diese zum größten Theile zu Nesselkapselbildungszellen werden und bald Nesselkapseln erzeugen und ihrerseits sich zwischen

die Epithelmuskelzellen eindringen (Fig. 34, 35); einige interstitielle Zellen behalten ihr embryonales Aussehen bei (Ganglienzellen, Eizellen[?]). Im Entoderm wachsen Anfangs an einzelnen Stellen, bald überall die meisten Zellen zu hohen, säulenförmigen aus und ordnen sich zum Epithel an (Fig. 34, 35). Der Rest verfällt der Verflüssigung und an ihrer Stelle tritt die Leibeshöhle auf. Man erkennt in der jungen Actinula (Fig. 35) noch oft an den Rändern der Entodermzellen unregelmäßig gestaltete Gewebsetszen, mitunter auch Pseudozellen. Es scheint als ob die dem Zerfall unterworfenen Zellen schon früh sich absondern und dort, wo die Bildung der Leibeshöhle stattfindet, anordnen. Man findet nämlich, dass zu der Zeit, wo die interstitiellen Zellen vom Ektoderm abgeschnürt werden, auch im Entoderm durch Theilung hier und dort, doch meist in der Mitte des Embryo (Fig. 29; der Schnitt Fig. 30 ist durch die Seite gegangen und zeigt sie deshalb nicht) ähnliche kleine, sich dunkel färbende Zellen. Auf späteren Stadien (Fig. 34), wo die Keimblätter sich schon von einander abgegrenzt haben, liegen sie oft zu einem Haufen zusammengeschart. In einzelnen von ihnen lässt sich ein Kern nicht mehr nachweisen, auch die Zellumrisse erscheinen undeutlich, kurz sie sehen aus, als ob sie zerfielen. Dass sie mit der Bildung der Leibeshöhle in einem Zusammenhang stehen, scheint auch daraus hervorzugehen, dass man sie später nicht mehr findet.

Vor der Entstehung der Leibeshöhle, wie ich im Gegensatz zu HAMANN (l. c. p. 544) hervorhebe, werden die Tentakel angelegt, und zwar eilt der erste dem zweiten etwas voraus, wie es auch sonst z. B. bei Eucopella (37), Chrysaora (44) u. a. beobachtet worden ist. Wie die Fig. 34 zeigt, drängen Entodermzellen sich zwischen die Ektodermzellen, welche Anfangs sich nicht nach außen vorwölben. Am distalen Ende ist das Entoderm einschichtig, proximalwärts wird es zweischichtig, und die zwei Schichten weichen aus einander und gehen in das Epithel der Leibeshöhle über (Fig. 34, 35).

Über die Herkunft der Stützlamelle bin ich eben so im Unklaren geblieben wie bei Hydra. Ich kann auch hier nur angeben, dass sie erkennbar wird mit dem Eintritt der histologischen Differenzirung der Keimblätter. —

Über die weitere Entwicklung, so weit sie im Gonophor verläuft, habe ich den Angaben der früheren Beobachter nichts Neues hinzuzufügen.

Es ist auffallend, dass keiner der Autoren außer TICHOMIROFF die Bildung der interstitiellen Schicht, ja nicht einmal die Mehrschichtigkeit des Ektoderms erkannt hat. Wie ich oben schon kurz angab, erfolgt

nach dem russischen Forscher die Bildung der Keimblätter durch Delamination der sogenannten Morula. Doch weicht er von den übrigen Autoren darin ab, dass nicht nur die periphere Schicht zum Ektoderm wird, sondern auch noch Zellen aus dem Inneren, also dem Entoderm hinzutreten. Er erkannte richtig die Mehrschichtigkeit des Ektoderms und bringt dieselbe in Verbindung mit der Sonderung in Epithelzellen und interstitielle Zellen. Jene an der Bildung des äußeren Blattes sich betheiligenden Entodermzellen sind die kleinen Zellen, welche bei der Entstehung der Leibeshöhle meiner Ansicht nach zerfallen. Dass sie nicht zur Peripherie wandern und die interstitielle Schicht bilden helfen, geht daraus hervor, dass sie noch vorhanden sind, wenn die Abgrenzung der ersteren vom Entoderm bereits erfolgt ist (Fig. 34).

Eine andere Frage wäre, ob die dem Ektoderm zunächst anliegenden Entodermzellen durch Theilung interstitielle liefern. Indessen muss ich auch diese Möglichkeit abweisen. Denn die häufig zu beobachtenden radial gestellten Spindeln im Ektoderm (Fig. 32, 33) beweisen, dass diesem Keimblatt vorwiegend die interstitiellen Zellen ihre Entstehung verdanken; und ein doppelter Ursprung dieser Schicht, die von Anfang an und besonders im ausgebildeten Thiere dem Ektoderm zugehört, ist mir nicht wahrscheinlich.

## VI. Zusammenfassung der Resultate.

Die Geschlechtsprodukte von *Tubularia* entstehen aus interstitiellen Zellen des Ektoderms des Gonophorenträgers, sie treten nahe der Ursprungsstätte eines Gonophors ins Entoderm über, wandern hier ihrer Reifungsstätte, dem ektodermalen Glockenkern, zu.

Die Form und die Lage des Eies im Gonophor ist sehr verschieden, eine Orientirung während des ganzen Verlaufes der Entwicklung ist unmöglich.

Die Furchung ist quasiregular. Im Allgemeinen verläuft sie auf zwei verschiedene Weisen: entweder folgt jeder Kerntheilung auch eine Zelltheilung, oder es vermehren sich zunächst nur die Kerne und es beginnt dann eine allmähliche Abfurchung, welche am Richtungskörperpole anfängt und dann nach der entgegengesetzten Seite fortschreitet. Im ersteren Falle entsteht eine Cöloblastula, und dann erfolgt die Entodermbildung durch Theilung der Blastodermzellen, im letzteren beginnt die letztere bereits, bevor die Abfurchung beendet ist. Das Entoderm entsteht multipolar. Durch Verdrängung der Furchungshöhle seitens der Entodermzellen bildet sich ein mehrschichtiger solider Keim, welchen man früher irrthümlich als Morula bezeichnete.



Er stellt nicht das Endstadium der Furchung dar, sondern bereits den zweischichtigen Embryo.

Das Ektoderm bildet durch Theilung die interstitielle Schicht. Die Tentakel werden vor dem Auftreten der Leibeshöhle, welche durch Verflüssigung von Entodermzellen entsteht, angelegt. Gleichzeitig mit der histologischen Differenzirung der Keimblätter wird die Stützlamelle erkennbar.

Berlin, April 1894.

### Benutzte Litteratur.

1. G. J. ALLMAN, A monograph of the Gymnoblasic or Tubularian Hydroids. London 1874.
2. F. M. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übers. von VETTER. Jena 1880.
3. E. v. BENEDEN, De la distinct. orig. du testic. et de l'ovaire etc. Bull. de l'acad. de Belgique. 2. Sér. T. XXXVII. 1874.
4. R. S. BERGH, Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea Loveni. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
5. TH. BOVERI, Zellenstudien. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XXIV.
6. A. BRAUER, Über die Entwicklung von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1894.
7. W. K. BROOKS, On the Life-History of Eutima and on radial and bilateral symmetry in Hydroids. Zool. Anz. 7. Jahrg.
8. — The Life-History of the Hydromedusae. Mem. Boston. Soc. N. H. Vol. III.
9. J. CIAMICIAN, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. 1878.
10. — Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.
11. C. CLAUS, Studien über Polypen u. Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschr. der math.-naturw. Kl. der kais. Akad. der Wiss. Wien. Bd. XXXVIII. 1877.
12. — Entwicklung des Äquorideneies. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.
13. — Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag und Leipzig 1883.
14. — Beiträge zur Kenntniss der Geryoniden- und Eucopidenentwicklung. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. IV. 1882.
15. H. W. CONN, Development of Tubularia cristata. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.
16. M. J. FRAIPONT, Histologie, développement et origine du testicule et de l'ovaire de la Campanularia angulata. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. XC.
17. O. HAMANN, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XV. 1882.
18. — Über die Entstehung der Keimblätter. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. VII. 1890.

49. CL. HARTLAUB, Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia. Diese Zeitschr. Bd. XLI.
20. O. u. R. HERTWIG, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.
21. ——— Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena 1885.
22. ——— Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien. Jena 1887.
23. O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.
24. ——— Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.
25. S. J. HICKSON, On the sexual cells and the early stages in the development of Millepora plicata. Phil. Trans. of the roy. soc. of London. Vol. CLXXIX. 1888.
26. JICKELI, Der Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jahrb. Bd. VIII.
27. C. ISHIKAWA, Über die Abstammung der männlichen Geschlechtszellen bei Eudendrium racemosum. Diese Zeitschr. Bd. XLV.
28. ——— Über die Herkunft der weiblichen Geschlechtszellen bei Podocoryne carnea Sars. Diese Zeitschr. Bd. XLVII.
29. N. KLEINENBERG, Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium. Diese Zeitschr. Bd. XXXV.
30. G. v. KOCH, Vorläufige Mittheilung über Cölenteraten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VII. 1873.
31. ——— Mittheilungen über Cölenteraten. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
32. ——— Die Gorgoniden. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Bd. XV.
33. A. KOROTNEFF, Entwicklung der Myriothela. Zool. Anz. 2. Jahrg. 1879.
34. E. KORSCHULT u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Jena 1890.
35. A. KOWALEVSKY, Untersuchungen über die Entwicklung der Cölenteraten. Nachr. kais. Ges. d. Freunde d. Nat., Anthropol. u. Ethnogr. Moskau 1873. (Russisch.) Referat in: Jahresbericht d. Anat. u. Physiol. 1873.
36. ——— u. A. F. MARION, Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires. Ann. Mus. H. N. Marseille. Vol. I.
37. R. v. LENDENFELD, Über Cölenteraten der Südsee. IV. Eucopella campanularia n. g. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
38. E. METSCHNIKOFF, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
39. ——— Vergl. embryologische Studien. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1882.
40. ——— Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Wien 1886.
41. F. E. SCHULZE, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1874.
42. ——— Über den Bau von Syncoryne Sarsii Loven. Leipzig 1873.
43. J. THALLWITZ, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII.
44. A. TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden. (Russisch.) Nachr. d. k. Ges. d. Liebh. d. Naturw., Anthropol. u. Ethnogr. Moskau 1887.

45. A. DE VARENNE, Développement de l'oeuf de la Podocoryne carnea. Compt. rend. T. XCIV. Paris 1882.
46. — Recherches sur la reproduction des polypes hydriques. Arch. de zool. expér. et générale. T. X. 1882.
47. A. WEISMANN, Über den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.
48. — Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.
49. — Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
50. — Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Biol. Centralbl. Bd. IV. 1885.
51. E. B. WILSON, The development of Renilla. Philos. Trans. Vol. CLXXIV. 1884.
52. — Variation in the Yolk-Cleavage of Renilla. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.

### Erklärung der Abbildungen.

Die Buchstaben *gw* und *sp* bezeichnen auf allen Figuren die Gonophorwand bzw. den Spadix.

#### Tafel XXXIII.

Fig. 1. Junge weibliche Gonophorknospe. *kz*, Keimzellen. ZEISS F, Oc. 2.

Fig. 2. Älteres weibliches Gonophor. *glk*, Glockenkern; *kz*, *kz'*, *kz''*, Keimzellen. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 3. Querschnitt durch den basalen Theil eines weiblichen Gonophors. *kz*, Keimzellen. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 4. Gonophorenträger nahe der Ursprungsstätte eines weiblichen Gonophors (*g*). *ec*, Ektoderm; *en*, Entoderm; *nk*, Nesselkapsel; *kz*, *kz'*, Keimzellen. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Basis eines weiblichen Gonophors. *ec*, Ektoderm; *en*, Entoderm; *kz*, Keimzellen. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 6. Längsschnitt durch den Gonophorenträger und ein weibliches Gonophor. *glk*, Glockenkern; *nk*, Nesselkapseln; *kz*, *kz'*, Keimzellen. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 6a. Zwei Keimzellen der Fig. 6 in der Stützlamelle (*st*). ZEISS, apochr. homog. Imm. 2,00, Oc. 8.

Fig. 7. Keimbläschen. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2,00, Oc. 8.

Fig. 8. Zwei Keimbläschen in einem Ei. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2, Oc. 8.

Fig. 9. Richtungsspindel kurz vor ihrer Ausbildung. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2, Oc. 8. *ps*, Pseudozelle.

Fig. 10 u. 10a. Eikern und Richtungskörper (*rk*). *sp'*, Spermatozoen; *g*, Gallerthülle. Fig. 10. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2, Oc. 8. Fig. 10a. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 11 u. 11a. Spermatozoon (*sp'*). *g*, Gallerthülle; *eik*, Eikern. Fig. 11. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2,00, Oc. 8. Fig. 11a. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 12. Furchungskern. *ps*, Pseudozelle. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2,00, Oc. 8.



Fig. 13 u. 13a. Vierzelliges Furchungsstadium (*a*). *b*, ungefurchtes Ei. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 14a, 14b, 14c. Vierzelliges Furchungsstadium in Theilung. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 14d. Schema. Die vier Zellen von oben gesehen.

Fig. 15. Achtzelliges Stadium. ZEISS, C, Oc. 2.

#### Tafel XXXIV.

Fig. 16. Sechzehnzeliges Stadium. Die Zelle *a* liegt, wie die nächsten Schnitte der Serie zeigen, ebenfalls wie die übrigen in der Peripherie. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 17. 24zelliges Stadium. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 18—20. Blastula. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 21. Entodermbildung. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 22. Entodermbildung. *a*, Theilung einer Blastodermzelle. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 23. Vorgeschrittenes Stadium eines nach dem zweiten Modus sich furchenden Eies. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 24. Beginn der Abfurchung. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 25 u. 25a. Ein sich nach dem zweiten Modus furchendes Ei. Beginn der Entodermbildung. *a*, sich theilende Blastodermzelle. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 26a, 26b, 26c. Ein Ei in vorgeschrittener Furchung und Entodermbildung. *a*, große ungetheilte Zelle; *b*, sich theilende Blastodermzelle. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 27. Ende der Entodermbildung. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 28a, 28b. Vorgeschrittene Entodermbildung. *a*, *b*, *c*, sich theilende Blastodermzellen. ZEISS, D, Oc. 2.

#### Tafel XXXV.

Fig. 29. Beginn der Bildung der interstitiellen Schicht. *ab*, aboraler Pol; *drz*, die späteren Drüsenzellen des aboralen Poles. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 30. Vorgeschrittenes Stadium der Bildung der interstitiellen Schicht. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 31. Abgrenzung der Keimblätter, Anlage des ersten Tentakels (*t*). *ab*, aboraler Pol; *nk*, Nesselkapseln; *m*, Mundpol. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 32—34. Bildung der interstitiellen Schicht (*iz*). *ent*, Entoderm; *ec*, Ektoderm. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 35. Junge Actinula mit zwei Tentakeln. *m*, Mundpol; *ab*, aboraler Pol; *drz*, Drüsenzellen; *nk*, Nesselkapseln. ZEISS, D, Oc. 2.

## Die Sinneskolben von *Halicystus auricula* var.

Von

Gustav Schlater.

(Aus dem zoologischen Kabinett der kaiserlichen Universität St. Petersburg.)

---

Mit Tafel XXXVI.

---

Die letzten 15 bis 20 Jahre waren sehr fruchtbar in Bezug auf die Erkenntnis des inneren histologischen Baues der Cölenteraten, insbesondere in Sachen der Erforschung deren Nervensystems. In dieser Hinsicht sind besonders maßgebend die trefflichen Untersuchungen der Gebr. HERTWIG, die das Vorhandensein eines solchen bestätigt und eine ausführliche Beschreibung desselben, zuerst für die Medusen im Jahre 1878, sodann für die Actinien im Jahre 1879, geliefert haben. Auch im Reiche der verhältnismäßig viel niedriger stehenden Hydroidpolypen haben die Arbeiten JIKEL's vom Jahre 1882 ein, wenn auch auf der niedrigsten Stufe seiner Entwicklung stehendes Nervensystem konstatirt. Nach diesen Ausschlag gebenden Befunden konnte man schon a priori ein Nervensystem auch bei anderen Cölenteraten vermuthen, so auch bei den Lucernariden.

Vorliegende Arbeit, die den Charakter einer vorläufigen Mittheilung haben soll, beschäftigt sich mit dem histologischen Bau der sog. Randkörperchen (KOROTNEFF), Randpapillen (TASCHENBERG) oder adhäsiven Randankern (HAECKEL) von *Halicystus auricula* var., und ich halte mich um so mehr zur Veröffentlichung der gewonnenen Resultate berechtigt, als sie einiges Licht auf ein Nervensystem auch bei *Halicystus* werfen, und als die über die Lucernariden vorhandene Litteratur vieles Unklare und Streitige enthält. Wenden wir uns nun dem Baue des Randkörperchens zu.

Die äußere Konfiguration desselben kann man sich am besten veranschaulichen, wenn man sich vorstellt, dass ein Tentakel unweit seiner Basis bis zum Knopfe hinauf sehr stark aufgeschwollen ist, einen

weiten Hohlraum bildend, dass er in Folge dessen um den Knopf eine Längsfurche bildet, in welcher der Knopf zu liegen kommt, und dass der stark aufgeschwollene und metamorphosirte Theil des Tentakels sich ein wenig heruntergesenkt hat. So erhalten wir das auf Fig. 1 u. 2 abgebildete Randkörperchen, welches den Anschein hat, als wenn zwei breite Wülste den Knopf umhalsen und oben in einander übergehen, in der Art, wie es auch CLARK in seiner Monographie von *Halicystus auricula* auf Taf. III, Fig. 27 darstellt<sup>1</sup>.

Das Ektoderm des Randkörperchens hat eine wesentlich andere und zusammengesetztere Beschaffenheit, als das der übrigen Theile des Körpers, und ist an verschiedenen Stellen ungleich gebaut, an seiner Basis ins einfache Cylinderepithel des Bechers übergehend. KOROTNEFF<sup>2</sup>, welcher einen Längsschnitt des Randkörperchens von *Lucernaria octoradiata* (*Halicystus octoradiatus*) auf Taf. VII, Fig. 2 giebt, identificirt es in histologischer Hinsicht vollkommen mit dem der Sohle des Fußes und lässt das Ektoderm nur aus sog. Stützzellen und Drüsenzellen bestehen. TASCHENBERG<sup>3</sup> in seiner Arbeit über die Cylicozoen erwähnt nur mit ein paar Worten der Randpapillen, und endlich giebt CLARK, dessen Arbeit für die Histologie des *Halicystus* nicht von Belang ist, davon eine unklare Vorstellung. Das Ektoderm des Randkörperchens des von mir untersuchten *Halicystus auricula* var., welcher (wie ich weiterhin motiviren werde) anscheinend eine bisher unbekannte Abart ist, zeigt, wie man es auf Fig. 3 deutlich wahrnehmen kann, drei verschiedene Regionen in Bezug auf seinen Bau. Wenn wir von der Basis, und zwar von der konvexen Seite des Bechers anfangen, so sehen wir (Fig. 3), dass das einfache Cylinderepithel desselben von der Basis des Körperchens an allmählich immer höher wird. Gleichzeitig wechselt die Breite der Zellen, indem sie zur Cuticula hin breiter werden (Fig. 5). Von der Stelle an, wo der Stiel des Körperchens eine Biegung macht und in die breiten Wülste übergeht, macht sich schon eine Differenzirung bemerkbar, indem einige Zellen ihre eckigen Formen verlieren, sich abrunden, und ein körniges Plasma aufweisen. Je weiter wir gehen, eine desto größere Differenzirung ist zu konstatiren. Die einfachen Epithelialzellen, welche hier zu den sog. Stützzellen werden (Fig. 6a),

<sup>1</sup> H. J. CLARK, *Lucernariae and their allies. A memoir on the anat. and phys. of Halicystus auricula.* Smithsonian contributions to knowledge. Vol. XXIII. p. 242. 1878.

<sup>2</sup> A. KOROTNEFF, Versuch einer vergl. Unters. d. Cölenteraten. Nachr. d. kais. Mosk. Ges. d. Freunde d. Naturk., Antrop. u. Ethnogr. Moskau 1876. (Russisch.)

<sup>3</sup> E. O. TASCHENBERG, Anatomie, Histol. und Systematik der Cylicozoen. Halle 1877.



nehmen die verschiedensten Formen an, je nach der mechanischen Einwirkung der Nachbarzellen. Die Zellen mit dem körnigen Plasma, welche eine Übergangsform zu den Drüsenzellen bilden, verändern auch ihre Form (Fig. 6*b*), indem sie bald mehr oder weniger in ihrer Mitte ihre Breite verringern und den Zellkern bald in der unteren, bald in der oberen Zellhälfte aufweisen, jedoch am häufigsten in der unteren, gegen die Gallertschicht hin gerichteten. Diese Drüsenzellen sammt ihren Übergangsformen erinnern sehr an die von den Gebr. HERTWIG<sup>1</sup> bei den Actinien auf Taf. III, Fig. 15 4, 5 abgebildeten, eben so wie die sog. Stützzellen, die sie auf Taf. IV, Fig. 1, 2, 3, 5 *b* abbilden. Neben diesen zwei Zellformen tritt von der Mitte des Wulstes an eine dritte Zellform auf, die ich als Sinneszellen deute, da sie mit dem Nervensystem in Verbindung stehen und den von allen Autoren als Sinneszellen beschriebenen vollständig gleichen. Solch eine Sinneszelle ist auf Fig. 6 *c* abgebildet. Das letzte Drittel des Wulstes weist eine weitere Differenzirung auf. Neben den Stützzellen, welche hier an ihrem äußeren Ende breiter sind, treten die Sinneszellen in größerer Menge auf. Die weiteste Metamorphose zeigen die Drüsenzellen (Fig. 7 *b*), welche hier ungemein groß sind, deren Plasma eine feine weitmaschig-netzartige Beschaffenheit aufweist und einen flüssigen, hellen Inhalt hat. Diese Zellen sind auch mit den von den Gebr. HERTWIG<sup>2</sup> auf Taf. III, Fig. 5 *d* für die Actinien abgebildeten identisch, wie sie überhaupt im ganzen Thierreich bis zum Menschen hinauf auftreten. Neben diesen drei Zellformen haben wir in diesem Theile des Ektoderms noch auf zwei Gebilde hinzuweisen. Erstens kleine helle Zellen von ungleichmäßiger Form (Fig. 7 *d*), die hier und da ganz an der Basis des Ektoderms auftreten und zu der sog. interstitiellen Schicht gehören. Das zweite Gebilde sind meistens tripolare, sich intensiv färbende Zellen (Fig. 7 *e*), die, wie ich es an ein paar Präparaten deutlich wahrnehmen konnte, mit den Sinneszellen in Verbindung stehen. Diese Zellen sehe ich für Ganglienelemente an. Um diese Elemente herum macht sich eine feine Punktirung bemerkbar, die vielleicht von einem Nervenfasernetz herrühren mag. Diese zwei Zellformen sehen wir sehr deutlich auf Fig. 9 *d*, *e*, welche einen Querschnitt aus der betreffenden Stelle darstellt. Die eben geschilderte histologische Beschaffenheit zeigt das Randkörperchen am ganzen Rande der Längsfurche, die in ihrer Mitte den Knopf enthält. Gleichzeitig hat das Ektoderm an dieser Stelle das Drei- bis Vierfache seiner Höhe erreicht, die es an der Basis des Stieles aufweist. Auf einem Längsschnitt, wie ihn Fig. 3 darstellt, ist

<sup>1</sup> O. und R. HERTWIG, Die Actinien. Jena 1879.

<sup>2</sup> l. c.

die eben geschilderte Differenzirung auch bei sehr schwacher Vergrößerung dadurch gekennzeichnet, dass von der Stelle an, wo der Stiel in den Wulst übergeht, zwei Reihen von Zellkernen sichtbar sind: die eine, ungefähr auf  $\frac{1}{4}$  Höhe des Ektoderms, hauptsächlich den Drüsenzellen mit ihren Übergangsformen angehörend, die andere auf  $\frac{1}{3}$  Höhe, den sog. Stützzellen angehörend. Weiterhin macht sich noch eine dritte Reihe bemerkbar, die den Sinneszellen mit ihren Übergangsformen angehört. An der höchsten Stelle des Ektoderms sieht man die Zellkerne unregelmäßiger vertheilt und dichter, was von den hier auftretenden Ganglien- und Interstitialzellen herrührt; gleichzeitig sieht man große becherförmige helle Räume, die von den Drüsenzellen eingenommen werden. Denselben histologischen Bau hat das Ektoderm auch auf der oberen, vom Rande des *Halicystuskörpers* ausgehenden Fläche; nur auf seiner höchsten, dem Knopfe am nächsten gelegenen Stelle zeigt sich in so fern eine Modifikation, als hier die Sinneszellen in größerer Menge auftreten, und die Ganglienzellen, die hier auch in größerer Zahl sind, multipolar größer und grobkörniger als auf der entsprechenden Stelle der unteren Fläche sind. Fig. 8 veranschaulicht uns die hier angedeuteten Verhältnisse. Unmittelbar um den Knopf herum wird das Ektoderm mit einem Male niedriger und geht, wie auf Fig. 3 und 8 zu sehen, ins einfache Cylinderepithel über. Der Knopf des Randkörperchens entspricht in seinem histologischen Bau vollständig dem Knopf der auf den acht adradialen Armen zu Büscheln vereinigten Tentakel. Hier können wir auch vier bis fünf verschiedene Zellformen mit ihren Übergangsformen unterscheiden. Die Stützzellen (Fig. 11 a) sind hier nur noch viel schmaler, am oberen Ende breiter, und gehen nach unten hin in ganz schmale Fortsätze über. Die Drüsenzellen fehlen fast ganz; nur zuweilen treten einige Zellen auf, die den Stützzellen ähneln, nur etwas breiter sind und ein etwas körnigeres Plasma besitzen, und daher für Drüsenzellen oder Übergangsformen zu denselben gehalten werden können. An der Basis, wo das Ektoderm an die Gallertsubstanz grenzt, ist ein verhältnismäßig stark entwickeltes Interstitialgewebe (Fig. 11 d) zu bemerken. Die Sinneszellen treten hier nur spärlicher auf als in den Tentakelknöpfen, haben aber dieselbe Form (Fig. 12 c). Ungefähr in der Mitte der Höhe des Ektoderms sind kleine spindelförmige Zellen wahrnehmbar, die einen großen sich schwächer färbenden Kern und intensiv gefärbten Nucleolus enthalten und nichts Anderes sind, noch sein können, als Ganglienzellen. Diese Zellen stehen mit Hilfe feinsten Fibrillen mit den Nematocystenzellen in Verbindung, indem diese Fibrillen in die die Nematocysten enthaltenden Zellen eindringen (Fig. 11, 12, 13 e); nach unten zur Gallert-

substanz hin gehen diese spindelförmigen Zellen auch in feinste Fasern über. Die von den Nematocysten erfüllten Zellen können gleichzeitig an zwei Ganglienzellen ihre Fasern abgeben (Fig. 13 und 15). Alle die Ganglien- und Nematocystenzellen sind unter einander durch ein feinstes, nur bei sehr starken Vergrößerungen wahrnehmbares Netz von Faserverzweigungen verbunden. Auch die Sinneszellen stehen mit demselben System in Verbindung. Von den im Knopf in großer Zahl auftretenden Nesselkapseln kann ich nur so viel sagen, dass sie hier in zwei Formen erscheinen. Die einen sind bohnenförmig, ein wenig gekrümmt, ihre Länge übertrifft um das Vier- bis Fünffache ihre Breite; sie färben sich sehr intensiv. Die zweiten sind elliptisch, eben so lang als die ersten, ihre Länge jedoch übertrifft nur ums Zwei- bis Dreifache ihre Breite; sie nehmen die Farbe wenig an, erscheinen als helle, stark lichtbrechende Körper, und lassen in Folge dessen in ihrem Inneren einen vielfach spiralförmig gedrehten Faden erkennen.

Von den Forschern, die sich mit der Familie der Lucernariden befassten, giebt KOROTNEFF<sup>1</sup> eine Andeutung von dem Vorhandensein eines Nervensystems in den Tentakelknöpfen der von ihm untersuchten Lucernarien, indem er spindelförmige Ganglienzellen zeichnet, die mit den Nematocystenzellen in Verbindung stehen; nur meint er irrigerweise, jede Nematocystenzelle habe ihre specielle Nervenzelle.

Außerdem bildet KOROTNEFF noch große amöboidartige Zellen ab, die unter einander und mit den Nematocystenzellen in Verbindung stehen und die Übertragung des auf einen Punkt ausgeübten Reizes auf größere Flächen bewirken sollen. Diese vermeintlichen amöboiden Zellen von KOROTNEFF, die ich nicht finden konnte, sind nichts, als Nematocystenzellen, wie Fig. 15 *e* zeigt. TASCHENBERG<sup>2</sup> stellt die faktischen Angaben KOROTNEFF's in Abrede, indem er zur Entkräftigung derselben folgende Beweisführung giebt: »Meiner Meinung nach ist jene Fibrille nichts Anderes als die Membran der die Nesselkapsel bergenden Zelle, welche dadurch zu einer so langen Fibrille ausgezogen ist, dass die reife Nesselkapsel aus der Tiefe, wo sie sich gebildet hat, nach der Peripherie vordrängte. Das noch übrige Zellprotoplasma wurde dabei mit nach oben geführt, bleibt aber in jener Erweiterung zurück, um hier auch den Kern einzuschließen, oder letzterer folgte der Nesselkapsel bis zur Peripherie.« Diese Behauptung TASCHENBERG's, der Zellkern sei entweder nur in der vermeintlichen Ganglienzelle oder nur in der Nesselkapselzelle enthalten, nie aber in beiden zusammen, muss ich als unbegründet hinstellen, da meine Präparate zeigen, dass im

<sup>1</sup> A. KOROTNEFF, l. c. p. 42.

<sup>2</sup> E. O. TASCHENBERG, l. c. p. 38.



Gegentheil, sehr oft, wie auf den Fig. 41, 42, 43 zu sehen, in beiden Theilen Kerne wahrzunehmen sind. Gleichzeitig ist TASCHENBERG geneigter Neuromuskelzellen anzunehmen, oder sich von selbst kontrahirende Muskelfasern vorzustellen, als Ganglienzellen. CLARK endlich, der auch ein sichtbares Nervensystem bei *Halielystus auricula* in Abrede stellt, giebt doch wenigstens ein unsichtbares zu, indem er sagt<sup>1</sup>: »... Und so schließen wir daraus, dass, obgleich die *Lucernariae* kein sichtbares Nervensystem besitzen, es eine oder mehrere Lagen von Centrakraft giebt, aus der Nervenströmungen herrühren und die Föhlung bewirken.« So weit die in der Litteratur vorhandenen Ansichten über das Nervensystem bei den *Lucernariden*.

Ein weiterer Befund meiner Untersuchung ist die Konstatirung von Muskelfasern im Randkörperchen, was schon a priori zu vermuthen war, wenn man die Funktionen der Randkörper und die über die Beweglichkeit derselben vorhandenen Litteraturangaben ins Auge fasst. Trotzdem wird die Muskulatur rundweg abgestritten, und das Fehlen derselben als charakteristischer Unterschied der Randkörperchen von den Tentakeln angesehen. So sagt KOROTNEFF<sup>2</sup>: »Einen wesentlichen Unterschied der Vantusen von den Tentakeln bildet das Fehlen von Muskelfasern, ...« Auch TASCHENBERG sagt<sup>3</sup>: »Die Randpapillen der *Lucernarien* entsprechen den primären Tentakeln der *Aurelia*, mit denen sie den Mangel der Muskulatur gemeinsam haben.« Der einzige Unterschied in der Muskulatur der Tentakel und der Randkörper besteht darin, dass bei ersteren dieselbe überall gleichmäÖig stark entwickelt ist, während sie bei den letzteren im Bereiche der Wölste stark reducirt ist, fast ganz fehlt, dafür aber an der Übergangsstelle in den Knopf stark entwickelt ist und einen ganzen Schlauch von Längsfasern bildet, deren Kontraktion das Einziehen des Knopfes bewirkt. Fig. 46 zeigt uns die Muskulatur auf einem Längsschnitt, und Fig. 47 auf einem über dem Knopfe geföhrten Querschnitte, auf dem die einzelnen Muskelfasern als helle, stark das Licht brechende Punkte zu sehen sind. Im Anschluss an die Muskulatur sei hier eines interessanten Gebildes erwähnt, das auf Fig. 3, 48, 49, 20, 24 und 22 D abgebildet ist. Unmittelbar am Rande des *Halielystuskörpers* in der Nähe des Randkörperchens in der Ringmuskulatur seinen Anfang nehmend, verläuft dieses Gebilde als einschichtige Zellenplatte in der Gallerts substanz, umhalst den aus dem Gastralraum in den Hohlraum des Randkörpers föhrenden Kanal, an dieser Stelle seitwärts mit dem Ektoderm des

<sup>1</sup> H. J. CLARK, l. c. p. 65.

<sup>2</sup> A. KOROTNEFF, l. c. p. 46.

<sup>3</sup> E. O. TASCHENBERG, l. c. p. 45.

Stieles in Verbindung tretend (Fig. 48), läuft dann eine kurze Strecke weit an der unteren Fläche des Entoderms entlang, geht in dasselbe theils über, macht sodann eine Biegung rückwärts nach unten und geht an der unteren Fläche des Randkörpers ins Ektoderm über. Die Fig. 20, 21 und 22 zeigen uns das Verhalten dieser Platte auf drei auf einander folgenden horizontal durch den Stiel geführten Schnitten. CLARK<sup>1</sup> beschreibt ein ähnliches Gebilde im Randkörperchen von *Halicystus auricula*, erklärt es für eine Muskelplatte, ohne histologische Angaben zu machen, und lässt sie mit seinem *Opsomyoplax* in Verbindung stehen. Diese merkwürdige Platte hat jedenfalls die Bedeutung einer Stützplatte für das herabhängende Randkörperchen, und kann durch sein Spannen oder Erschlaffen die Fixirung oder Erschlaffung desselben herbeiführen. Gleichzeitig kann sie, wenn wir uns ihren Bau klar veranschaulichen, in Gemeinschaft mit dem Muskelsystem die Schließung oder das Öffnen des communicirenden Kanals bewirken. Demnach könnte man diese Platte mit einem Diaphragma vergleichen. So ist der histologische Bau des Ektoderms, und ich habe nur noch dessen zu erwähnen, dass CLARK<sup>1</sup> auf dem Randkörperchen, an der oberen Fläche, wo die Wülste in einander übergehen, einen runden Pigmentfleck nebst Linse gefunden hat. Obschon ich keine Spur des Vorhandenseins eines solchen Auges an den von mir untersuchten Exemplaren nachweisen konnte, so stelle ich doch die Angaben CLARK's nicht in Abrede (worauf ich noch zurückkommen werde).

Was das Entoderm des Randkörperchens anbelangt, so besteht es aus ungleichmäßigen, abgerundeten Zellen, die in einem grobkernigen, große Vacuolen bildenden Plasma einen großen runden Kern enthalten (Fig. 7, 8). Zum Knopfe hin werden die Zellen kleiner, niedriger, und das Plasma bildet nur eine dünne Schicht längs den Zellwandungen, so dass hier, im Knopf, das Entoderm das Aussehen eines Netzes bekommt, in deren Knotenpunkten die Kerne lagern (Fig. 10). Dasselbe Verhältnis, wie in den Tentakeln, nur schwächer ausgedrückt.

Wenden wir uns nun dem Mesoderm (Stützsubstanz, Gallertsubstanz, Stützlamelle, *Membrana propria* etc.) zu, so muss ich vorausschicken, dass ich demselben nur in so fern nahe treten und die äußerst streitigen Litteraturangaben nur in so fern berühren werde, als es einen direkten Bezug auf die uns interessirenden Randkörper hat. In einer meiner weiteren Arbeiten gedenke ich eingehender diese interessante Frage zu berühren. Im Randkörper besteht das Mesoderm aus der sog. Gallertsubstanz, die besonders stark im Bereiche des Wulstes

<sup>1</sup> H. J. CLARK, l. c. Pl. III, Fig. 27.

entwickelt ist, jedoch zum Knopf hin an Mächtigkeit verliert und nur einen sehr schmalen, sich intensiv färbenden Streifen erkennen lässt (Fig. 3). Auch dort, wo die Gallertsubstanz stärker entwickelt ist, kann man sehr schmale intensiv gefärbte Streifen wahrnehmen, die zwischen Ektoderm, Entoderm und Gallertschicht gelagert sind. Bei näherer Betrachtung sieht man, dass von diesen schmalen Streifen aus feinste Fäserchen nach allen Richtungen in die Gallertsubstanz eindringen, anastomosieren, sich verzweigen und so ein feines nur bei sehr starken Vergrößerungen wahrnehmbares Fasernetz bilden, welches, wie schon gesagt, in der Nähe des Knopfes, wo die Gallertsubstanz anscheinend ganz schwindet, sich verdichtet und in die intensiv gefärbten Streifen, wie in Stränge übergeht. Auch das von mir geschilderte merkwürdige Gebilde, das Diaphragma, ist von beiden Flächen von solch einem schmalen Streifen eingeschlossen. KOROTNEFF<sup>1</sup> spricht nur von einer »Membrana propria« (Stützlamelle) im Randkörperchen, und CLARK<sup>2</sup> giebt eine vollständig irrige Vorstellung. Von Interesse für uns ist es ferner das Mesoderm weiterhin, unterhalb des Randkörpers, in der Becherwandung zu verfolgen. Hier ist die Gallertsubstanz ganz eben so von einem dichten Netze feinsten Fasern durchsetzt. Vom Entoderm, sowie auch vom Ektoderm, wird sie auch hier vermittels der schon angeführten Streifen abgegrenzt, welche hier viel breiter und besonders an der entodermalen Seite stark ausgebildet sind (Membrana propria von KOROTNEFF). Wie Fig. 23, besonders die Fig. 24 und 25 zeigen, haben diese Streifen eine ausgesprochen fibrilläre Struktur, und ob schon meine Arbeit nur mit Hilfe von Schnittpräparaten ausgeführt ist, erhielt ich an einigen Präparaten einzelne isolirte Fasern, aus denen diese Streifen bestehen. Das stimmt weder mit den Angaben KOROTNEFF's überein, welcher diesen Streifen eine strukturlose Beschaffenheit zuschreibt und das Vorhandensein einer solchen Membran an der ektodermalen Seite in Abrede stellt, noch weniger mit den Angaben TASCHENBERG's<sup>3</sup>, welcher KOROTNEFF's Membrana propria nebst den elastischen Fibrillen, von denen gleich die Rede sein wird, für bloße Verdichtungen (!) der Gallertsubstanz hält. Vom Entoderm aus gehen außerdem noch in ungleichmäßiger Entfernung von einander elastische Fibrillen, die, anscheinend Fortsätze der Entodermzellen, den fibrillären Streifen senkrecht durchziehen, sich in demselben oder auf seiner Grenze mit Muskelfasern der Quermuskulatur vereinigen (Fig. 23, 24 und 25 m), und von hier aus durch die Gallert-

<sup>1</sup> A. KOROTNEFF, l. c. p. 46.

<sup>2</sup> H. J. CLARK, l. c. Pl. IV, Fig. 47 und Pl. VII, Fig. 82 u. 83. § 142, 197 u. 198.

<sup>3</sup> E. O. TASCHENBERG, l. c. p. 52 u. 53.



schicht hindurch zum Ektoderm sich begeben. KOROTNEFF giebt nun an, er habe nicht feststellen können, in welcher Beziehung diese Fibrillen zum Ektoderm stehen und meint, sie endigen blind in der Gallertsubstanz (!). Ich jedoch konnte an mehreren Fibrillen unmittelbar verfolgen, wie sie in den fibrillären Streifen des Ektoderms eindringen und in die Fasern desselben übergehen, wie man es auf Fig. 23 und 24 sehen kann.

Schließlich habe ich noch auf eigenartige Gebilde hinzuweisen, die in der Gallertsubstanz des Bechers an der ektodermalen Seite gelegen sind. Das sind kompakte knäuelartige verhältnismäßig große Gebilde, die unmittelbar unter dem Randkörperchen, oder auch unmittelbar am Rande des Bechers nah an den Seiten des Randkörpers zu finden sind. Fig. 23 N<sub>2</sub> stellt uns solch ein Gebilde dar. Anfangs bekam ich diese Gebilde nur zerstört zu sehen, da die Becherwandung gerade an dieser Stelle auf den Präparaten zerrissen war (Fig. 24 u. 25 am oberen Ende), und war desswegen geneigt dieselben als Kunstprodukte anzusehen, hervorgerufen durch das Bersten des Ektoderms, die Veränderung und Kontraktion des Mesoderms. Allein das Auftreten derselben im Bereiche eines jeden Randkörpers, endlich ein Präparat, auf welchem ich solch ein Gebilde in toto konstatiren konnte (Fig. 23), und noch ein anderer Umstand überzeugten mich, dass wir es hier mit einem besonderen, normalen morphologischen Gebilde zu thun haben. Fig. 23, welche einen seitwärts, nicht durchs Centrum solch eines Ballens gegangenen Längsschnitt darstellt, zeigt, dass von diesem Ballen aus, welcher sich intensiv färbt, Fasern gehen, die sich in dem schon mehrfach erwähnten fibrillären Streifen verlieren. Ein anderer wesentlicher Umstand ist der, dass ich an ein paar Schnitten sehr deutlich an den betreffenden Stellen einige Zellen wahrnehmen konnte, die vollständig den Charakter typischer Ganglienzellen tragen (Fig. 23 e). Fig. 24 e zeigt sogar solch eine Zelle, die einen großen Kern und ein körniges Plasma um denselben hat, in Zusammenhang mit den Fasern des fibrillären Streifens.

Wenn wir nun den geschilderten histologischen Bau des Randkörperchens analytisch beleuchten, so gewährt uns derselbe einige Anhaltspunkte, die von Interesse und Bedeutung für uns sind. Das Vorhandensein von Sinnes- und Ganglienzellen zeugt von einem, wenn auch auf einer verhältnismäßig sehr niedrigen Stufe seiner Entwicklung stehenden Nervensystem. Da sich meine Untersuchungen nur auf konservierte Objekte und nur auf Schnittpräparate beschränkten, so können sie in Bezug auf das Studium des Nervensystems nicht befriedigend genannt werden; so konnte ich z. B. keine Nervenfaserschicht

konstatiren, obschon dieselbe, nach den gegebenen Verhältnissen zu schließen, vorhanden sein muss.

Die Funktion des Nervensystems in den Tentakelknöpfen und in den Randkörperchen würde demnach so aufzufassen sein, dass ein äußerer Reiz, auf eine Sinnes- oder Nesselkapselzelle ausgeübt, auf die Ganglienzellen übertragen wird und in diesen zum Impuls wird, der die Entladung der Nesselkapseln bewirkt, und, da alle Elemente des Nervensystems in Verbindung stehen und ein einheitliches Ganze bilden, die Entladung auf einer mehr oder weniger großen Fläche bewirken kann, je nach der Kraft und Stärke der äußeren Einwirkung. Was haben nun aber die in der unmittelbaren Nähe der Randkörperchen sich befindenden ballenartigen Gebilde zu thun? Was ist ihre Funktion? Da, wie ich schon gesagt, meine Untersuchung noch nicht beweisführend genug und noch nicht abgeschlossen ist, so enthalte ich mich einer willkürlichen Erklärung, kann aber nicht umhin einer Vermuthung Ausdruck zu geben, die mich im Verlauf der ganzen Arbeit beschäftigt. Ich vermuthe nämlich, diese Gebilde möchten einzelne Nervencentren repräsentiren, ein Gewirr von Ganglienelementen und Nervenfasern, die ihren Verlauf im ektodermalen Fibrillenstreifen nehmen und auch vielleicht mit den vom Entoderm ausgehenden, mit der Quermuskulatur in Verbindung stehenden elastischen Fibrillen anastomosiren. Zur Stütze dieser Vermuthung sei angeführt, dass A. HEIDER<sup>1</sup> bei *Cerianthus membranaceus* im Schlundrohre unter dem Entoderm ganz ähnliche Gebilde beschreibt und sie mit dem Fasersystem (dem er die Funktion eines Nervensystems zuschreibt) und der Muskulatur in Verbindung treten lässt. Nochmals wiederhole ich, dass es nur eine Vermuthung ist, und die weitere Untersuchung, die ich auf unserem Weißen Meere an lebenden Objekten anstellen werde, muss Licht in diese Frage bringen.

Jetzt sei mir gewährt, einige Worte über die Stellung der Randkörper der Lucernariden zu den Sinneskolben der übrigen Acraspeden zu sagen. Die Entwicklungsgeschichte, der Umstand, dass die Randkörper der Lucernariden den primären Tentakeln entsprechen, sowie die Entwicklung des einzelnen Randkörperchens, das in seinen Jugendstadien, wie es z. B. die Abbildungen CLARK's<sup>2</sup> zeigen, den Tentakeln sehr ähnelt, beweisen die Homologie genannter Gebilde mit den primären Tentakeln. So sagt KOROTNEFF<sup>3</sup>: »Die Randkörperchen sind

<sup>1</sup> A. v. HEIDER, *Cerianthus membranaceus* Haime. (Aus dem LXXIX. Bde. der Sitzber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. I. Abth. März-Heft. Jahrg. 1879.) Siehe Taf. IV Fig. 25 B1 und Fig. 16.

<sup>2</sup> H. J. CLARK, l. c. Pl. III, Fig. 30, 34 u. 32.

<sup>3</sup> A. KOROTNEFF, l. c. p. 46

Rudimente der primären Tentakeln.« TASCHENBERG<sup>1</sup> äußert sich ähnlich: »Die Randpapillen der Lucernarien entsprechen den primären Tentakeln der Aurelia, . . .« und HAECKEL<sup>2</sup> führt die Homologie noch weiter, indem er sagt: »Offenbar sind die acht Randanker der Lucernarien eben so wie die vier interradianalen Sinneskolben der Peromedusen und die vier perradianalen Sinneskolben der Cubomedusen aus den acht Principtentakeln der Tessera entstanden.« Ich erlaube mir, gestützt auf die von mir geschilderten histologischen Befunde, die Randkörper von *Halicystus auricula* auch für den Sinneskolben der übrigen Acraspeden analoge Gebilde zu erklären. Wir haben es bei *Halicystus auricula* ebenfalls mit acht Sinneskolben, vier interradianalen und vier perradianalen zu thun, die aber auf einer verhältnismäßig niedrigen Stufe der Differenzirung stehen, da sie weder Otolithen-Säckchen oder -Bläschen enthalten, noch Augen haben. CLARK, wie schon angeführt, beschreibt bei *Halicystus auricula* ein Auge in Gestalt eines Pigmentfleckes nebst Linse. Hier haben wir es demnach mit einer weiteren Entwicklungsstufe in der Differenzirung des Sinneskolbens zu thun.

Diese anscheinend gravirende Differenz zwischen meinen Angaben über das Fehlen eines Auges und denen CLARK's über das Vorhandensein eines solchen, lässt sich dahin ausgleichen, dass der von mir untersuchte *Halicystus* wahrscheinlich eine Abart des von CLARK untersuchten, oder gar eine andere neue Art ist. Dafür spricht vor Allem der in einigen Punkten wesentliche Unterschied in der Schilderung des histologischen Baues des Randkörpers, wie ihn CLARK giebt, und wie ich ihn auf diesen Blättern geschildert, sodann der Umstand, dass der von CLARK untersuchte *Halicystus* nur an den Küsten Nordamerikas (Massachusetts-Bai, Grönland) vorkommt, während der mir als Objekt dienende *Halicystus* in Massen bei uns im Weißen Meere vorkommt, drittens die Färbung und noch einige andere weniger wesentliche Umstände.

Wenn wir nun zum Schlusse die durch diese Arbeit erhaltenen histologischen Befunde in Kürze zusammenfassen, so ergibt sich Folgendes:

1) *Halicystus auricula* var. besitzt ein auf einer verhältnismäßig niedrigen Stufe seiner Entwicklung stehendes Nervensystem, welches in den Tentakelknöpfen und hauptsächlich in den Randkörperchen lokalisiert ist und aus einem System von einzelnen Ganglienzellen besteht, die einerseits mit den Sinneszellen, andererseits mit den Nesselkapselzellen und sodann unter einander in Verbindung stehen.

<sup>1</sup> E. O. TASCHENBERG, l. c. p. 45.

<sup>2</sup> E. HAECKEL, System der Medusen. 1879. I. Theil. p. 384.



2 Die Vantusen, Randkörperchen (KOROTNEFF), Randpapillen (TASCHENBERG), adhäsive Randanker (HAECKEL), Colletocystophora, Anchor (CLARK), oder wie sie sonst noch heißen mögen, sind den Sinneskolben der übrigen Acraspeden analoge Gebilde, nur auf der niedrigsten Stufe ihrer Differenzirung stehend, demnach also können sie auch Sinneskolben benannt werden.

3) Die Randkörper (Sinneskolben) besitzen eine Muskulatur, die nur dadurch von der Muskulatur der Tentakel verschieden ist, dass sie im Bereiche der Wülste stark reducirt ist.

Zum Schlusse sei mir noch gestattet meiner Anerkennung Professor N. POLEJAEFF und Herrn J. WAGNER gegenüber Ausdruck zu geben, die mir mit Rath und That zur Seite standen.

St. Petersburg, den 22. Februar 1894.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXXVI.

Fig. 1 u. 2. Äußere Konfiguration der Sinneskolben.

Fig. 3. Längsschnitt durch einen Sinneskolben, etwas schräg gerathen, so dass der communicirende Kanal nicht in toto zu sehen ist.

Fig. 4. Querschnitt durch einen Sinneskolben, ausgeführt entsprechend der Linie AB auf Fig. 3.

Fig. 5. Ektodermzellen aus dem Stiel des Kolbens.

Fig. 6. Zellen aus dem Ektoderm des Sinneskolbens.

Fig. 7. Ektoderm von der unteren Fläche des Kolbens in der Nähe des Knopfes (Längsschnitt).

Fig. 8. Ektoderm von der oberen Fläche (Längsschnitt).

Fig. 9. Ektoderm aus derselben Region wie Fig. 7 (Querschnitt).

Fig. 10. Längsschnitt des Knopfes.

Fig. 11. Zellen aus dem Knopfe.

Fig. 12. Zellen aus einem Tentakelknopfe.

Fig. 13. Nematocystenzelle in Verbindung mit einer Ganglienzelle.

Fig. 14. Siehe Fig. 13.

Fig. 15. Nematocystenzellen.

Fig. 16. Ektodermale Längsmuskelfaserschicht des Sinneskolbens an der Stelle des Überganges in den Knopf (Längsschnitt).

Fig. 17. Querschnitt aus der Gegend des Knopfes. Die Längsmuskelfasern erscheinen als kleine helle stark lichtbrechende Punkte.

Fig. 18. Längsschnitt aus der Stielgegend des Kolbens seitwärts vom communicirenden Kanal ausgeführt, um zu zeigen, wie die Diaphragmaplatte mit dem Ektoderm in Verbindung steht.

Fig. 19. Längsschnitt durch den Stiel des Kolbens.

Fig. 20, 21, 22. Drei auf einander folgende Querschnitte, auf denen die Verbindung der Diaphragmaplatte mit dem Ektoderm und Entoderm zu sehen ist.

Fig. 23, 24, 25. Längsschnitte aus der Becherwand, unmittelbar unter den Sinneskolben, um den ausgeprägt fibrillösen Bau der Stützmembran, den Verlauf der elastischen Fasern und die merkwürdigen Gebilde NZ zu zeigen.

---

*a*, Stützzellen; *b*, Drüsenzellen; *c*, Sinneszellen; *d*, Interstitialzellen; *e*, Ganglienzellen; *m*, Muskelfibrillen; *N*<sub>1</sub> und *N*<sub>2</sub>, Nematocysten. NZ, merkwürdige, einen Knäuel von Fibrillen darstellende Gebilde, die möglicherweise als Nervencentra sich herausstellen werden.

---

## Über das Vaginulidengenus *Atopos* n. g.

Von

Dr. Heinrich Simroth.

---

Mit Tafel XXXVII und 1 Holzschnitt.

---

In den Sitzungsberichten der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig (1890/91, p. 25—29) konnte ich bereits vorläufige Rechenschaft ablegen über die Untersuchung einer so seltenen als interessanten Gattung nackter Lungenschnecken, die, an sich durch allerlei Besonderheiten ausgezeichnet, durch ihren morphologischen Bau werthvollen Aufschluss giebt über den Zusammenhang und die Ableitung des reichen tropischen Genus *Vaginula*. Es scheint, dass sie über noch weitere verwandte Formen, vor Allem die Onchidien, Licht zu verbreiten im Stande ist.

Von einer Anzahl der in der malayischen Region zerstreuten Geschöpfe ist die Beschreibung bekannt, aber nur in Bezug auf das Äußere, so zwar, dass es kaum möglich sein wird, danach die Species mit Sicherheit zu identificiren; denn es wird sich zeigen, dass dazu eine sehr eingehende Kenntniss der Anatomie erforderlich ist. Ja es bleibt fraglich, ob nicht selbst unter dem scheinbaren Gleichmaß so verschiedene Dinge sich verbergen, dass in Zukunft neue Zerlegung in Gattungen nöthig werden wird, in stärker differirende Gattungen, als sonst irgendwie unter Pulmonaten Brauch ist.

Für das Historische muss ich mich leider begnügen, hier HEYNE-MANN's Zusammenstellung des Früheren abzudrucken (D. F. HEYNEMANN, Über *Vaginula*-Arten im British Museum — Natural History — in London. Jahrb. der d. mal. Ges. XII).

Er sagt (p. 43 ff.):

»Unter den Kleinodien der Sammlung befinden sich auch zwei Flaschen mit der Etikette: *prismatica* Tapperone-Canefri; die eine mit



zwei Exemplaren nennt als Fundort: Islands of Torres Straits, New Guinea, die andere mit einem: Huon Gulf, New Guinea.

»Diese eigenthümliche Art hat TAPPERONE-CANEFRI beschrieben in Fauna malacologica delle Nuova Guinea e delle isole adiacente p. 207, Taf. XI, Fig. 6, 7, 8 als „?Veronicella prismatica“ nach einem einzigen ihm zugekommenen Stück, welches also auf seine anatomischen Verhältnisse nicht geprüft werden konnte, sonst hätten sie nach seiner Ansicht wohl zur Aufstellung eines neuen Genus geführt, in dem dann *Vaginulus trigonus* Semper von den Philippinen enthalten gewesen wäre. Die Kennzeichen sind etwa folgende: Körper prismatisch, vorn und hinten spitz, die Oberseite durch einen schneidenden Kiel in zwei Hälften getheilt, Mantelkanten ebenfalls scharf, der ganze Mantel mit Tuberkeln besetzt, auf hellem Grund mit kleinen unregelmäßigen schwärzlichen Flecken, Länge 38, Breite 4 mm.

»TAPPERONE-CANEFRI hat übersehen, dass die nämliche Art schon früher beschrieben worden ist, von SOULEYET in Voyage de la Bonite, Zoologie, Tome II, p. 496 und abgebildet auf Planche XXVIII, Fig. 4—7 nach lebendem Thiere, gefunden in Wäldern in der Umgebung von Touranne, Cochinchina als: *Vaginulus Tourannensis*, und eine andere ähnliche von mir als: *australis* 1876 im Journal des Museum GODEFFROY p. 159 von Queensland. Wir haben es also mit wohl höchst seltenen, aber ziemlich weit verbreiteten Arten zu thun.

»Das lebende Thier der *Tourannensis* war 65 mm lang und 9 mm breit. Die Sohlenbreite ist 4—5 mm in der Mitte. Die Färbung ist rothgelb als Grundfarbe, auf welcher zu beiden Seiten des Rückenkiels graue bis schwärzliche Flecken stehen, die nach den Mantelkanten hin halbwegs heller werden und aufhören. Mein Exemplar der *australis* aus Museum GODEFFROY war 40 mm lang. Die Exemplare der *prismatica* des British Museum sind

von Island of Torres Straits

37 mm lang, 8 mm breit, bei 4 mm Sohlenbreite,

35 „ „ 6 „ „ „ 4 „ „

vom Huon Gulf

39 mm lang, 8 mm breit, bei einer Sohlenbreite von 5 mm am Kopfe, 2 mm am Schwanzende, was wesentlich abweicht. Auch sieht man bei diesem keine Tuberkeln. Dennoch scheint es keine andere Species zu sein, da in der Färbung sonst kaum ein Unterschied ist.

»Über die Körperöffnungen fehlt auch in Voyage de la Bonite eine Angabe, doch sieht man eine Afteröffnung auf der Figur von der Unterseite an der nämlichen Stelle, rechts vom Sohlenende, wo sie bei *Vaginula* liegt (an den Londoner Exemplaren habe ich keine Afteröffnung

finden können), und sonderbarerweise bemerke ich einen dunklen Punkt auf der rechten unteren Körperseite ganz am Sohlenrande unfern vom Kopf, genau wo ich in der Rinne zwischen Sohle und Mantel an dem Exemplar vom Huon Gulf eine Öffnung vermuthe.

»STOLICZKA meldet von Penang eine Vaginula, die sehr mit *Tourannensis* übereinstimme (Journal of Asiatic Society of Bengal, Vol. XLII), und die er später beschreiben werde. Ich konnte die Beschreibung nicht finden, jedoch in der Londoner Sammlung eine mit *pulverulenta* Benson von Penang bezeichnete Art, die viel größer ist, kaum eine Mantelkante hat, also jetzt nicht prismatisch ist, sonst aber stark gekielt und mit Tuberkeln besetzt ist und auch in der Zeichnung dem *Tourannensis*-Typus ähnelt.

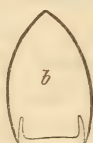
»Ich weiß nicht, ob die von STOLICZKA erwähnte Art = *pulverulenta* Benson ist; aber dass die scharf gekerbten und prismatischen einen von Vaginula etwas abweichenden Typus darstellen, vermuthe mit STOLICZKA und TAPPERONE auch ich, und das wird sich vielleicht bestätigen, sobald hinreichend Material vorhanden ist, die anatomische Untersuchung zu machen.

»Nicht versäumen wollte ich zu bemerken, dass die Darstellung der Fühler, welche TAPPERONE giebt, eine irrige ist, denn die unteren sind, wie es der Gattung Vaginula zukommt, und wie es von SOULEYET getreu wiedergegeben ist, zweilappig.«

Wenn HEYNE-MANN meint, die von SOULEYET und von TAPPERONE-CANEFRI beschriebenen beiden Arten wären identisch, nach den Abbildungen, so glaube ich das Umgekehrte für wahrscheinlich halten zu müssen, da bei äußerlich hoher Übereinstimmung doch innere Unterschiede vorhanden sein können, und andererseits Verschiedenheit des Vaterlandes bei diesen wohl recht versteckt lebenden, langsamen (?) Thieren, die schwerlich eine große Verbreitungsenergie besitzen, auf innere Differenzen deutet. Nach meinen Erfahrungen muss ich sogar bestimmt annehmen, dass die *Vag. prismatica* vom Huon Gulf im britischen Museum eine andere ist, als die eben so bezeichnete von den Islands of Torres Straits; denn die Verschiedenheit der Körpermasse und der Mangel der Tuberkeln lassen bei dieser Gattung auf spezifische Verschiedenheiten schließen. Ich würde die Art vom Huon Gulf nach dem zu nennen vorschlagen, welcher ihre Unterschiede zuerst hervor gehoben hat, nach HEYNE-MANN also. Nehmen wir hierzu noch SEMPER's Exemplar von Luzon (Reisen im Archipel der Philippinen. II. 3. Landmollusken. Taf. VIII u. p. 327), dann haben wir etwa die folgenden in der Litteratur zerstreuten Species, die zunächst noch als Vaginula bezeichnet werden mögen:

- 1) *Vaginula Tourannensis* Souleyet, Touranne in Cochinchina.
- 2) *V. prismatica* Tapperone-Canefri, Islands of Torres Straits, New Guinea.
- 3) *V. Heynemanni* mihi, Huon Gulf, New Guinea.
- 4) *V. trigona* Semper, Berg Arayat, Central-Luzon.
- 5) *V. pulverulenta* Benson, Penang, im britischen Museum, vielleicht identisch mit der von STOLICZKA ebendaher erwähnten Schnecke.

Es ist sicher, dass diese Arten nicht länger im Genus *Vaginula* untergebracht werden können, und wahrscheinlich, dass sie zu zwei neuen Gattungen gehören. Dafür, dass die letzten beiden zu *Atopos* zu rechnen sind, werden gleich Gründe folgen. Aber auch die drei ersten lassen nach der Schilderung des Äußeren und dem, was HEYNE-MANN über die Öffnungen bemerkt, etwas Besonderes vermuthen. Herr COCKERELL, mit dem ich meine Gedanken austauschte, hatte die Freundlichkeit, mir die Körperquerschnitte der Form vom Huon Golf und der von Penang nach den Londoner Exemplaren zu skizziren. Daraus ergibt sich, dass die erstere (Fig. a) ganz anders aussieht als die indische (b).



Letztere stimmt genau mit meinem *Atopos* (Fig. 4 c), von der Schärfe des Kieles abgesehen. Erstere ergibt mit einiger Sicherheit eine abweichende Gruppe, die wohl ganz bezeichnend *Prisma* heißen mag, und wir erhalten somit *Prisma tourannense* Souleyet, *Pr. prismaticum* Tapperone-Canefri und *Pr. Heynemanni*, dazu *Atopos trigonus* Semper und *pulverulentus* Benson. Dabei bleibt vor der Hand die Frage offen, ob *Prisma* eine Untergattung von *Vaginula* oder *Atopos*, oder aber eine eigene Gattung darstellt, was am wahrscheinlichsten. Das Erstere würde voraussichtlich der Fall sein, von etwaigen Besonderheiten noch abgesehen, wenn die Lage der Körperöffnungen (weiblicher Porus, Lungen-, After-, Nieren-Kloake) mit einem der beiden Genera stimmten, das Letztere in jedem anderen.

Nach der Lage der Öffnungen gehört sicherlich auch *Rathousia* Heude, die in Ost-China am Jantse-Kiang verbreitet ist, hierher (Journ. de Conchyl. XXXI. p. 394—395. Note sur un nouveau limacine de Chine). Die Beschreibung lässt aber mit einiger Sicherheit annehmen, dass wesentliche Unterschiede auch im Äußeren existiren, von der Anatomie ganz abgesehen. Ich setze sie hierher, die Worte, die einen Unterschied andeuten gesperrt: »Animal allongé, limaciforme, entièrement recouvert d'un manteau non visqueux; deux paires de tentacules, les supérieurs longs, oculés, les inférieurs bifides. Pied



dépassant le manteau, à son extrémité postérieure, et pointu. Sexes réunis: orifice mâle derrière le tentacule droit, orifice femelle assez rapproché de l'orifice mâle et situé un peu en arrière. Les orifices excrétoires et respiratoires sont près de l'orifice femelle.»

Man wird mir zugeben, dass die Limacidenähnlichkeit meiner Fig. 4—5 namentlich in Bezug auf den Querschnitt gering ist. Eben so ragt die Sohle durchaus nicht über das Hinterende hinaus, zum mindesten nicht im Alkohol (Fig. 4 b und 5).

Die Gattungsdiagnose von *Atopos* ist im Grunde sehr einfach, in Bezug auf das Äußere. Man denke sich eine Vaginula, deren Notaeum, oben gekielt, im Querschnitt ein gleichschenkliges Dreieck von schmaler Basis bildet, so dass sich seine unteren Ränder dicht an die Sohle anlegen, und deren weibliche Geschlechtsöffnung, After, Lunge und Niere sich gemeinsam in der Rinne zwischen Sohle und Notaeum kurz hinter den rechten Fühlern öffnen. Mit dieser Disposition, die von HEYNEMANN geahnt wurde (s. o.), und die an und für sich den Begriff der Vaginuliden höchst instruktiv erweitert, verbinden sich so viele überraschende anatomische Besonderheiten, dass der Name *Atopos* sicherlich gerechtfertigt erscheint.

Vaginulidenart ist zunächst die Sohle, die in feine Querleisten zerfällt ist; eben so der Kopf, der, nicht einstülpter, von dem Notaeum kapuzenartig überragt wird; eben so die beiden nur kontraktile Fühlerpaare, das obere, die Ommatophoren, mehr cylindrisch, pigmentirt und mit mehr oder weniger endständigem Auge, das untere kaum von Farbstoff angehaucht und zweilappig.

Der Körperquerschnitt bleibt in ganzer Länge das gleichschenklige Dreieck, doch so, dass dasselbe etwa nach dem ersten Drittel am größten ist und nach vorn und hinten abnimmt.

Für den sogenannten Mantel von Vaginula habe ich andere Bezeichnungen einführen zu sollen geglaubt, Notaeum für den Rücken, Perinotaeum für die sogenannte Mantelkante, und Hyponotaeum für die Unterseite. Wenn ich auch selbst durch das Studium der Nervenvertheilung die Homologisirung jener Theile mit dem Mantel stützen konnte, so macht doch der Übertritt der weiblichen Geschlechtsöffnung auf die Unterseite desselben, oft nahe bis an den Außenrand, Schwierigkeiten, daher die indifferenten Ausdrücke wohl den Vorzug verdienen.

Es bleibt fraglich, in wie weit man das Notaeum von *Atopos* dem von Vaginula im Einzelnen parallelisiren darf. An Stelle des Rückenkieles hat diese oft den hellen Rückenstreifen. Aber man weiß nicht,

ob die untere Mantelkante, die in der Ruhe, bez. bei Spiritusexemplaren (vgl. Fig. 4 c und 7) noch etwas über die Sohle wegragt, dem Perinotaeum entspricht. Sicherlich ist doch die innere Fläche des Hyponotaeums von Vaginula, die der Sohle sich zuwendet, als äußere Wand der Fußrinne, gleichfalls mit in der entsprechenden Fläche von Atopos zu suchen. Die Bemerkungen bezwecken nur, dem Versuch einer allzu eingehenden Vergleichung vorzubeugen. Es tritt hier keine Körperöffnung auf das Hyponotaeum über, sondern Lungen-, After- etc. Porus liegen zusammen genau im oberen Winkel der Fußrinne, nur wenig hinter dem Kopfe rechts.

Färbung und Tuberkelbildung sind zunächst, vielleicht im Verein mit einer etwas geringeren oder größeren Sohlenbreite, die äußeren Merkmale, worauf eine Artdiagnose sich gründen kann. Doch sind diese Dinge im Einzelnen so schwer definirbar, und wie es scheint, auch in bestimmter Gesetzmäßigkeit bei derselben Art schwankend, dass die anatomische Untersuchung für die Fixirung der Species eben so unerlässlich ist, als bei Vaginula, ein Postulat, das durch SEMPER'S Bearbeitung dieser Gattung genügend erwiesen ist; ich selbst werde, durch diese Arbeit aufmerksam geworden, demnächst Gelegenheit haben, noch drastischere Argumente dafür beizubringen.

Versuchen wir, das Färbungsgesetz zunächst aufzustellen, um daraus eventuell brauchbare Kennzeichen zu entnehmen!

Meine sechs Exemplare, eins von Mindanao durch Herrn MICHOLITZ, fünf von Amboina (Gunung, Carbau, Hitu) aus der Ausbeute meines Freundes STRUBELL, dem ich für die Überlassung des werthvollen Materials zu großem Danke verpflichtet bin, weichen sämmtlich etwas von einander ab; doch lässt sich der Grundzug gut verfolgen.

Das kleinste Thier, Fig. 4, vermuthlich noch jung, zeigt in mittlerer Höhe eine dunkle, blauschwärzliche Längsbinde, und ohne Rücksicht auf dieselbe eine feine, aus braunen Punkten zusammengesetzte Kreuzstreifung. Die letztere, die im Thierreich vielleicht einzig dasteht (— denn an Schmetterlingsflügel wird man nicht denken wollen —), erreicht in keinem Falle den unteren Rand des Notaeums, sondern bricht ein Stückchen davor in ziemlich scharfer Längslinie plötzlich ab. Es ist wohl anzunehmen, dass jene untere ungezeichnete Kante beim Kriechen mit auf den Boden aufstößt, — allerdings, wie ich gleich bemerken will, ohne irgend am Gleiten sich aktiv zu betheiligen; es folgt das aus ihrem gelegentlichen Tuberkelreichthum (s. u.).

Die feine Längsbinde ist wohl schwer zu erklären. Zunächst liegt es nahe, sie der Stammbinde der Limaciden zu vergleichen. Diese aber scheint mit dem Hauptblutsinus zusammenzuhängen, gemäß der hohen

Abhängigkeit der Farbstoffausscheidung aus dem Schneckenblute in Folge meteorischer Einwirkungen (oder besonders starker Wachstums- oder Muskelreize). Bei *Atopos* ist aber unter der Binde kein Sinus nachweisbar, wenigstens nicht bei den erwachsenen Formen, die darauf untersucht wurden. Und anstatt hier jene Abhängigkeit bestätigt zu sehen, scheint diese Schnecke viel eher geeignet, auch jenes für die Limaciden und Arioniden glücklich eruierte Gesetz wieder zu erschüttern. An eine Seitenlinie, die jetzt so manchen morphologischen Vergleichen zu Grunde gelegt wird, darf man wohl nicht gleich appelliren, wiewohl ein Zusammenhang zwischen Färbung und Sinneswahrnehmung zu vermuthen ist (s. u.).

Außer dem Pigment der Seitenlinie und der Kreuzstreifung ist noch eines diffusen orangegelben Farbstoffes zu gedenken, der bisweilen am ganzen Notaeum unter der Zeichnung hervorschimmert, namentlich aber an der unteren, ungezeichneten Kante des Notaeums sichtbar wird. Er kann aber auch durchaus fehlen. Und es mag wenigstens die Andeutung erlauben sein, dass die Schnecke, die ihn entbehrt, auch eine andere Ernährung zu haben scheint (s. u.), so dass wir es hier mit einer Ausscheidung, die wohl in der Haut liegen bleibt, zu thun haben. Sie würde in Abhängigkeit vom Futter stehen, also einen Theil der gesammten Ökonomie bilden; die Ähnlichkeit zwischen diesem Farbstoff und der Niere ist jedenfalls auffallend genug. Ich berühre hier nur Fragen, die gewissermaßen in der Luft schweben, ohne dass eine exakte Antwort bis jetzt gelungen wäre.

Aus dieser Grundzeichnung heraus entwickelt sich nun das definitive Kleid durch stärkere Betonung entweder der Binde und der Kreuzstreifung, oder durch Kombination beider über einander auf den durch die Bindenlinie getrennten Feldern.

Wo die Kreuzstreifung über die ganze Seitenfläche stärker wird, da verschwindet die Binde, außer vielleicht in einigen Andeutungen. Die Tuberkeln und die aus ihnen gebildeten Streifen verwischen sich nämlich mehr diffus, namentlich nach dem Rückenkiele zu, dagegen verstärken sie sich in mittlerer Höhe an den Kreuzungspunkten zu derben Flecken, deren Pigmentüberschuss wohl der Lage nach zu urtheilen aus der aufgelösten Binde stammt.

Im anderen Falle verschwindet, unter Verbreiterung der Binde über die ganze Seitenfläche nach unten oder oben, die Kreuzstreifung ganz. Dann haben wir, wie in Fig. 3, die untere Bindenbegrenzung noch als eine helle, wellige Seitenlinie, der blaue Farbstoff der Binde geht diffus auf die untere Fläche über, aus der sich eben so zerstreut schwarze Tuberkeln abheben. Nach oben verklingt die Streifung



gleichfalls zu einer mehr wolkigen Zeichnung, in derselben Abbildung.

Es kann aber eben so gut die Kreuzstreifung auf dem hellen Felde erhalten bleiben, so dass die bei den erwachsenen nicht mehr sichtbare Jugendbinde in jedem Falle wieder beherrschend durchscheint.

Nach diesen Ableitungen lässt sich das vorliegende Material etwa folgendermaßen gruppieren:

1) *Atopos Semperi* n. sp.

Fig. 1. Mindanao. Sohle wie überall hell. Notaeum mit gelbrothem Grund. Darauf schwärzlich violette Kreuzstreifung.

Herrn MICHOITZ wurde von einem Eingeborenen ein Stück, das am Fuße eines Baumstammes erbeutet war, gebracht. Trotz besonders ausgesetzter Prämien war kein weiteres aufzutreiben.

Dazu von Amboina:

2) *Atopos Leuckarti* n. sp.

Fig. 2. Stark kreuzstreifig, in schwarzroth, kein rothgelber Grund, der vielmehr allein hier fehlt. Der Grund ist blass wie die Sohle.

3) *Atopos Strubelli* n. sp.

Fig. 3. Rothgelber Grund, namentlich an der unteren Kante des Notaeums. Keine Kreuzstreifung. Bindenlinie durch den hellen Grenzstreifen bezeichnet. Untere Hälfte des Notaeums mit blauem Grunde.

In dieser Zeichnung und Färbung erinnert das Thier an manche Molehe, etwa den *Triton punctatus*.

Dazu noch drei Formen, deren Anatomie festzustellen ich unterlassen habe, aus Schonung des Materials für die Sammlungen oder mikroskopische Zwecke.

Fig. 4, jugendlich, worauf der geringe Körperquerschnitt deutet, wie eine Messerklinge. Binde, Kreuzstreifung und der rothgelbe Grund schwach.

Fig. 5. Ein kräftiges Exemplar, das am meisten dem *Atopos Semperi* gleicht nach der Zeichnung. Man sieht, wie stark der Kopf und die Vordersohle unter das Notaeum zurückgenommen werden können, eine Folge des Alkoholtodes.

Endlich ein interessantes Exemplar, so groß wie *A. Leuckarti*; Zeichnung kräftig und dunkel, wie bei *A. Strubelli*, Fig. 3. Die zusammenhängende Binde fehlt. Doch in ihrer Linie eine Anzahl dunkler Flecken als Knotenpunkte eines Systems flacher Kreuzstreifung darüber, auf der oberen Hälfte des Notaeums. Auch in der nächsten Reihe von Schnittpunkten sind die Kreuzungen noch durch schwarze, wiewohl

kleinere Flecken markirt. Die untere Fläche dagegen ganz ohne Streifung, blau diffus, mit schwarzen Tuberkeln und mit gelbrother unterer Kante.

Diese letzte interessante Kombination, in der sich die widerstreitenden Zeichnungsprincipien der Kreuzstreifung und der diffusen Bindenauflösung auf die obere und untere Hälfte vertheilt haben, gehört höchst wahrscheinlich zu *A. Strubelli*. Fig. 5 erscheint vorn so kräftig, dass man Geschlechtsreife und vielleicht bei dem geringeren Körperrumfang etwas Besonderes erwarten kann. Fig. 4 muss betr. der Artbestimmung ganz frei gehalten werden.

Schließlich ist doch wohl an diesen Exemplaren ihr Zeugnis für das wunderliche Färbungsgesetz wichtiger als möglicherweise dazu kommende innere Differenzen, die, bei derselben Heimat, sich doch nur zwischen den Extremen des *A. Strubelli* und *Leuckarti* bewegen würden. Wodurch aber mag jenes Färbungsgesetz beherrscht werden? Die karirierte Zeichnung, die sich mit der Binde und deren Tendenz nach diffuser Verbreiterung um die Herrschaft streitet, bis schließlich das eine oder das andere Princip siegt oder beide sich in die obere und untere Hälfte des Notaeums theilen? Nerveneinflüsse mögen im Spiele sein. Aber welche? —

### Anatomie.

Übersicht. Am Inneren ist fast Alles auffällig. Die Lage der Mantelorgane, zunächst Herz, Niere und Lunge, sind vorn an der Decke angebracht, noch weiter vorn als bei *Limax*; und diese Lage ist so abweichend von der der Vaginula, dass sie *SEMPER*, dessen philippinisches Stück doch wohl noch jugendlich war, veranlasste, die Zugehörigkeit bei den Limaciden zu suchen.

Die Verdauungswerkzeuge bestehen aus einem kurzen und engen Darm, der einem kieferlosen Mund und Pharynx ansitzt. Die Radulascheide merkwürdig entwickelt, in besonderem Sack versteckt. Die Radula mit lauter spitzen Raubzähnen; vielleicht wird sie künftig manchem Conchologen willkommene Handhabe, *Atopos* unter die Testacelliden einzureihen. Am Darm nur eine, aber sehr große Mitteldarmdrüse, in der die Verdauung stattfindet.

Fußdrüse frei, mit vielen besonderen accessorischen Schläuchen an der Mündung, die sie als dickweiße Masse umgeben.

Ein Paar merkwürdige große Drüsen mit langem Ausführungsgange zu den Seiten des Mundes, — nennen wir sie vorläufig Spinn-drüsen (Fig. 17).

Die Geschlechtsorgane vaginulaartig, weibliche Öffnung zusammen

mit After und Athemloch. Von da zieht das Vas deferens subcutan, besser subepidermoidal nach vorn, wie bei Vaginula. Dem Penis fehlt eine Anhangsdrüse.

Schlundring sehr eng.

Das ganze Innere ohne Pigment.

Das mag die anatomische Gattungsdiagnose sein. — Vom Einzelnen ist etwa Folgendes bemerkenswerth.

**Integument.** Ein Querschnitt durch einen Atopos lässt den inneren Kontour der Haut beinahe als einen Kreis erscheinen, mindestens als eine kreisähnliche Figur, deren senkrechter Durchmesser den wagrechten etwas übertrifft; da wo die Mantelorgane sitzen, kommt die Kreislinie fast völlig heraus, wenn diese Organe als zur Haut gehörig angesehen werden. Daraus ergibt sich die verschiedene Dicke des Integumentes unter Betrachtung des äußeren Körperumrisses von selbst.

Die Struktur der Cutis ist im Ganzen sehr einfach, viel gleichmäßiger als bei einer Vaginula. Unter dem einschichtigen Epithel liegt eine blasige Schicht, die unter dem Kiel am dicksten wird (Fig. 7—10); die ganze übrige Masse ist fein gleichmäßig spongiös, gewebt aus Binde-substanz und vereinzelt Muskelfasern von allen Richtungen. Sie werden etwas dichter an der Innenfläche, auch wohl unter der Epidermis, und ein wenig in der oberen Umgrenzung der Sohlenfurche oder Fußrinne, da wo ihre Bündel bei Vaginula sich kreuzend mächtig anschwellen.

Die blasige Schicht ist hauptsächlich der Träger des schwarzen Pigmentes, das sich nur wenig mehr in die Tiefe erstreckt in die Spongiosa, andererseits aber in die Tuberkeln oder Papillen und zwischen die Epithelzellen eindringt (Fig. 7 und 10 c). Es beschränkt sich lediglich auf die Außenseite des Notaeums. Die Blasen sind wohl zum Theil Schleimdrüsen, wiewohl man ihre engen Ausführgänge nur selten auf Schnitten findet, am meisten noch nach dem Rückenkiele zu. Eben so wenig findet man die großen Kerne darin, die den Schleimzellen der Fußdrüse u. a. eigen sind. Der Unterschied von den Hautdrüsen bei Vaginula ist aber principiell durchgreifend, in so fern als bei diesen sich das Epithel zu Drüsengängen einsenkt, um welche sich die Follikel in verschiedener Weise gruppieren. Davon kann hier keine Rede sein, diese so sehr charakteristische Komplikation ist nicht eingetreten. — Der Umstand, dass die Blasen nur ziemlich selten Inhalt zeigen, und dass die Schnecken im Alkohol keine Spur eines Schleimüberzuges haben, macht es beinahe wahrscheinlich, dass die Blasenschicht noch eine andere Aufgabe hat als die Sekretion. Und diese könnte sein,



einen möglichst elastischen Boden abzugeben für die Tuberkeln, falls diese Sinneswerkzeuge sind.

In der Sohle ist die Spongiosa etwas abgeändert, in so fern als hier reichliche Muskelfasern bündelweise dem Epithel zustreben, unter dem sich das Gewebe verdichtet. Dass die Sohle wie bei *Vaginula* in feine Querleisten oder *Soleolae* zerfällt ist, wurde früher bemerkt. Auch kommt ein ähnliches Schwellensystem ins Spiel. Die Haut hat hauptsächlich drei venöse Sinus, einen oben in der Mittellinie (Fig. 8), und je einen in der Sohle oben seitlich. Von diesen gehen Äste nach der Mitte und unten zu (Fig. 7), Schwellung der *Soleolae* bewirkend. Und in der Wand dieses Sohlensinus liegen von Zeit zu Zeit Sphincteren, deren starke Ringmuskulatur einen fast völligen Verschluss gestattet (Fig. 7 *sph*). Dass die Sohle sehr schwellfähig sein muss, geht schon aus ihrer starken Einziehung unter die unteren Kanten des *Notaeums* hervor; dabei ist die Kontraktion in der Mitte am stärksten, so dass ihre Seitentheile als zwei Längswülste vorragen (Fig. 5). Es ist doch wohl anzunehmen, dass beim Kriechen die Sohle so weit anschwillt, bis sie aus dem Unterrande des *Notaeums* herauskommt. Dass dabei die Sphincteren von wesentlichem Nutzen sind zur Blutstauung, leuchtet ein, auch ohne dass der Gesamtmechanismus völlig klar liegt.

Noch erübrigt das Epithel und die Tuberkeln. Auf der Sohle ist das erstere am höchsten cylindrisch, auf den Tuberkeln kürzer cylindrisch, in den glatten Zwischenräumen flacher, kubisch oder bis zur Verkümmernng abgeflacht (Fig. 10). Ähnlich schlecht ist es in den beiden Seitenbegrenzungen der Fußrinne entwickelt.

Die Tuberkeln sind am schönsten sichtbar in den Hautschnitten des in Fig. 5 abgebildeten Thieres (Fig. 9 und 10)<sup>1</sup>. Sie bedecken das *Notaeum* in nur geringen Abständen. Sie sind zumeist die Träger der Pigmentanhäufungen, doch kommen ungefärbte überall zwischen den schwärzlichen vor (Fig. 6). Diese Papillen sind solide Zellanhäufungen, die von dem halbkugelig angeordneten kurzen Cylinderepithel bedeckt sind. Die Zellen scheinen ziemlich polyedrisch zu sein. Ihr Haufen verjüngt sich nach innen und unten, und tritt so zwischen den Blasen zur Spongiosa hindurch, die auch noch an den betreffenden Stellen eine gewisse Verdichtung zeigt. Die Epithelzellen sind dadurch merkwürdig, dass ihr äußerer Rand oft in einen kurzen konischen Zapfen ausläuft, der über den Kontour der Papille herausragt (Fig. 10 *a* u. *b*).

<sup>1</sup> Herrn Dr. LEHNERT schulde ich Dank für freundliche Hilfe bei Anfertigung dieser Präparate.

Unentschieden musste es allerdings bleiben, ob die kleinen Zapfen getrennt zu je einer Zelle gehören, oder ob sie unter einander zu einer äußersten feinen Lage verbunden sind.

Die Deutung muss, dem spärlichen Materiale zufolge, ungewiss bleiben. Man könnte fast an Klebzellen denken. Doch liegt die Auffassung näher, dass wir es mit Sinneswerkzeugen zu thun haben. Es gelang nicht, Nerven aufzufinden, der Zartheit selbst der größeren Stämme entsprechend (s. u.). Möglich ist es, wie gesagt, dass die Blasen der Blasenschicht zwischen den soliden Papillen zum Theil keine Schleimdrüsen sind, sondern geschlossene Räume, bestimmt, der ganzen äußeren Hautschicht, in der die Papillen sitzen, größere Elasticität zu geben, was die Wirksamkeit der Tastpapillen nur erhöhen könnte.

Auf die Bedeutung der Tuberkeln als Orientirungsapparat weist ein paralleles Vorkommen hin in der Fußrinne. Diese ist nur in dem ganz kurzen Abschnitt vorn rechts vom Kopf bis zum Athemloch im Querschnitt ein frei nach unten klaffender Spalt (Fig. 7). Im Übrigen ist sie, so weit die Schnitte reichen, von besonderer Form, nämlich mit anliegenden Rändern der seitlichen Sohlenfläche und des Notaeums und einer Erweiterung des oberen Endes zu einem Kanal (Fig. 9). In dieser oberen Wölbung liegen nun, an der Außenseite ganz nahe der obersten Wölbung, in einigen Abständen von einander ähnliche, wiewohl viel kleinere Papillen (Fig. 44 *ka*). Die dichte und feine Muskulatur, die hier unter dem Epithel hinzieht, verbietet jedes Suchen nach Nervenfasern in den Pikrokarmenpräparaten. Diese Papillen messen höchstens 0,04 mm im Durchmesser; ihre versteckte Lage in der Fußrinne erlaubt kaum sie anders zu deuten, denn als Sinnesknospen, die wahrscheinlich im Dienste des Geruchs stehen, wenn in den Kanal der Fußrinne Luft aspirirt wird. Von hier aus aber folgt der entsprechende Schluss für die Papillen des Notaeums von selbst. In der Fußrinne wurden keine Drüsenzellen bemerkt.

Wenn die Innenseite der Cutis glatt und muskulös aussieht, so muss auf eine eigenthümliche Verdickung bei *A. Semperi* hingewiesen werden. Hier findet sich wenig hinter dem Kopf auf dem Boden der primären Leibeshöhle eine Art muskulösen Knotens, der zu beiden Seiten in verschiedenen Bündeln in die Seitenhaut ausstrahlt (Fig. 49 *a*). Diese Bildung allein würde völlig genügen, um beim Öffnen den *Atopos Semperi* mit Sicherheit von den beiden anderen Arten, bei denen der Boden der Leibeshöhle ganz glatt ist, zu unterscheiden. Die Bedeutung des Muskelknotens ist ganz problematisch.

Die Fußdrüse kann eben so als spezifisches Merkmal benutzt

werden. Sie ist durchweg ziemlich kurz und, was wichtiger, als freier Schlauch aus der Haut gelöst. Bei *A. Semperi* läuft dieser Schlauch, in dem der Ausführungsgang als Mittellinie durchscheint (Fig. 15), unten in einigen Knickungen gerade nach hinten, bei *A. Strubelli* biegt sich das Hinterende (Fig. 14) nach vorn um, bei *A. Leuckarti* ist es nach hinten gerichtet, bei ähnlich unregelmäßiger Begrenzung des Schlauches. Die Fußdrüse ist aber keine einfache Drüse, sondern um ihr Vorderende gruppiert sich ein dichtes weißes undurchsichtiges Gewebe besonderer Drüsenschläuche oder -stränge, die, ohne eigenes Lumen, doch jedenfalls ein besonderes Sekret dem Fußdrüsenschleim beimischen, wie ich Ähnliches von einer verwandten Komplikation bei den Athoracophoriden berichten konnte (s. Beiträge zur Naturgeschichte der Nacktschnecken. Acta nova Ac. Leop. 1889). Die Stränge heften sich zum Theil mit muskulöser Basis seitlich am inneren Sohlenrande an (Fig. 7), so dass eine Art Septum gebildet wird, dessen mediane Achse die eigentliche Fußdrüse ist. Dieser Ausführungsgang hat sehr verschiedenes Epithel, je nach den Abschnitten. Vorn, wo er am weitesten klappt, hat er unten flaches Platten-, oben dichtes Cylinderepithel (Fig. 7), weiterhin, wo die Stränge auch von unten sich ansetzen, ist er eine enge Spalte, die rings von Cylinderepithel begrenzt wird (Fig. 12), noch weiter hinten, in der eigentlichen Fußdrüse, zeigt er ein rundliches Lumen (Fig. 13), mit beträchtlicher Differenzirung des Epithels. Am Boden bilden cylindrische Zellen eine Rinne, der an der Decke ein mehrschichtiges Polster gegenübersteht; seitlich verbindet beide abgeflachtes Epithel. Das Bild bleibt durch zahlreiche Schnitte unverändert. Die hohen Zellen der Rinne, an Zahl meist etwas weniger als in der Abbildung, in der Mitte am breitesten, seitlich gedrängt, scheinen Cilien zu tragen, doch ist davon nichts Bestimmtes mehr zu erkennen. Das Lumen ist theilweise von Schleimerinnsel erfüllt, das sich zwischen Polster und Rinne ausspannt. Die Sekretzellen sind groß und großkernig und rings um den Ausführungsgang gruppiert, dem sie sich zuwenden. Spärliches Gerüstbindegewebe verräth sich durch kleine, flach gedrückte Nuclei. — Dass die vorstehende Darstellung nach Schnitten von zwei verschiedenen Arten kombinirt ist, schließt vermuthlich keinen wesentlichen Fehler in sich.

Es liegt nahe, in dieser Fußdrüse etwas Anderes zu vermuthen, als ein reines Schleim absonderndes Organ, um die Bahn beim Gleiten schlüpfrig zu machen. Bei einer Vaginula-Art konnte ich bereits auf eine konische, vorstreckbare Mündung hinweisen, als eine Abweichung von der gewöhnlichen, breit klaffenden Spalte. Gleichwohl habe ich mich einer Konjekture zu enthalten, da weitere Anhaltspunkte, etwa



Kenntnis von Nervenenden, fehlen. Man könnte die Drüsenstränge für die etwas verlagerten Stränge des SEMPER'schen Organs der Limaciden halten, die gleichfalls des Lumens entbehren. Doch ist das Aussehen ein ganz anderes, denn die SEMPER'schen Drüsen sind durchscheinend wie gewöhnliche Schleimdrüsen, die von Atopos kreideweiß. Die Homologisirung ist um so schwieriger, als wir in den wenigsten Fällen wissen, welche von den Hautdrüsen epidermoidaler Natur sind, und welche von innen her durchbrechen, welche dem Ektoderm, welche dem Mesoderm zugehören. Am meisten scheint, wie gesagt, die Parallele mit den weißen vorderen Drüsensäckchen der Athoracophoriden gegründet.

Die Fühler sind kurze Vaginulafühler (s. Fig. 46 *a* u. *b*, 47 u. 49). Der Ommatophor ist auf der medialen Seite geschwärzt, etwas nach außen liegt in hellerem Umkreise das Auge; auch reicht auf der Außenseite der Farbstoff nicht bis zur Basis herab. Die vorderen Fühler sind zweilappig. Die Retraktoren entspringen an der seitlichen Sohlengrenze (Fig. 49), der linke etwas weiter rückwärts. Vorn gabeln sie sich, ohne dass man jeden Ast als zu je einem Fühler unmittelbar gehörig betrachten dürfte. Sie besorgen mehr die Einziehung des gesammten Kopfes. Leider muss ich es unentschieden lassen, ob die großen Drüsen, die ich vorläufig als Spinndrüsen aufgeführt habe, in den vorderen Fühlern münden, oder ob diese ihre besondere Drüse haben, wie bei Vaginula. Das letztere war mir am wahrscheinlichsten. Künftiges Material mag zur Klärung dienen.

Die Spinndrüsen sind zwei Drüsen, die ihres Gleichen wohl bei keinem Weichthiere wieder haben (s. Fig. 46). Ihre Ausführgänge beginnen ziemlich weit und ziehen sich so neben der Fußdrüse hin; proximalwärts verengern sie sich zuerst mäßig, dann plötzlich sehr stark, und dieser feine Abschnitt ist sehr lang und vielfach geschlängelt (Fig. 20). Auch sitzt an ihm ein Muskel, der eine gewisse Ausstülpungsfähigkeit des distalen Theiles anzudeuten scheint. Er entspringt vom Boden der Mantelorgane, wenigstens rechts, wo er verfolgt wurde. Schließlich folgt die weiße Drüse, von rundem Querschnitt, bei A. Leuckarti etwas gedrungener als bei den anderen. Sie sitzt an ihrem Gange in dem gegenseitigen Verhältnis, wie etwa das Gewicht einer Wanduhr an seinem Faden. Fig. 20 zeigt den außerordentlich feinen Anfangs- und den erweiterten Mitteltheil. Dieser, proximal mit einer plötzlichen Anschwellung (*a*) beginnend, hat bei engem Lumen ein kräftig gekräuseltes Epithel, das weiter abwärts an der erweiterten Stelle in zahlreiche Polster zerfällt. Fig. 34 zeigt unten die zahlreichen Papillen, von kräftigen Ringmuskeln umschlossen. Weiter abwärts

scheinen die einzelnen Papillen oder Polster drüsig zu werden. Es ist also anzunehmen, dass einem reichlichen Sekret aus den eigentlichen Drüsen ein weiterer Stoff im Ausführgange beigemischt wird. — Die Bedeutung der Drüsen ist natürlich ohne Beobachtung des lebenden Thieres ganz unklar. Die Lage erinnert am meisten an die Spinn-drüsen von *Peripatus*, und es wäre denkbar, dass die Schnecke ihre Beute mittels Schleimfäden in ihre Gewalt bringt; doch ist jede andere Hypothese, etwa die von der Erzeugung eines schützenden Kokons, eben so zulässig. In der vorl. Mittheilung habe ich auch die Möglichkeit angedeutet, dass Giftdrüsen vorliegen. Jedenfalls sind diese Drüsen die eigenartigste Sondererwerbung unserer Gattung.

Die Verdauungsorgane sind durchaus merkwürdig. Ein Kiefer fehlt, Lippenwülste eben so. Vielmehr liegt die Mundöffnung als enges Loch auf der Spitze eines kurz vorgestülpten Hautkegels (Fig. 48 u. 22). An Stelle der Bucca ein enger Munddarm, wenigstens bei der Art, die mikroskopisch geprüft wurde (Fig. 22). Erweiterungsfähig ist er sicherlich, wie aus Fig. 48 und 24 *a* folgt. An seinem Ende gehen nach oben Ösophagus und Speichelgänge ab, nach hinten ein weiter Radulasack. Auch dieser hat eine sehr auffällige topographische Beziehung. Denn die Buccalganglien, sonst unter dem Schlunde und auf dem Pharynx, liegen hier noch unter dem Radulasack, so dass dieser eine ganz besondere Richtung eingeschlagen und sich über der Kommissur zwischen den Buccalganglien durchgedrängt hat. Positiv behaupten kann ich bei der Feinheit der Nervenzüge allerdings nur, dass die Ganglien unter dem Sacke liegen, es bleibt nicht ganz ausgeschlossen, dass ihr Verbindungsstrang über den Eingang desselben weggreift. Unwahrscheinlich ist es namentlich nach Fig. 48, wo der Sack ziemlich weit beginnt. Dieser Radulasack hat die meiste Ähnlichkeit mit dem von *Testacella*, in so fern wenigstens als die Radulascheide mitten darin eingeschlossen ist; sie steht sogar vom Hinterende noch weiter ab, als bei der europäischen Raubschnecke. Die Wand des Sackes ist dünner. Kräftige Muskelzüge entspringen im Inneren und verbinden sich unter einander und mit der Radulascheide zu einem ziemlich komplizirten System, das ich nicht völlig entwirrt habe (Fig. 22). Ein äußerer unpaarer Muskel entspringt am Blindende und zieht dicht unter dem Sack als feiner Faden zu seinem vorderen Beginn. Die Radula habe ich nur theilweise präparirt, aber hinlänglich, um das Raubgebiss zu zeigen (Fig. 23). Es versteht sich von selbst, dass hier keine Zugehörigkeit zu den Testacelliden auf die Reibplatte gegründet werden kann.

Die Speicheldrüsen sind gewöhnlich. Bei *A. Semperi* (Fig. 24)

hängen sie kummetartig zusammen, bei den Amboinern trennen sie sich (Fig. 24 a)<sup>1</sup>.

Der Ösophagus ist außerordentlich eng; er schlägt sich (Fig. 21) nach links und vorn herab, um mit den Speichelgängen durch den engen Schlundring zu treten. Nachher erweitert er sich ein klein wenig, so dass von einem Magen noch nicht die Rede sein kann. biegt, schwach geschlungen, bald nach vorn um und läuft, wieder stark verjüngt, zum Athemloch, wo er ausmündet. Bei A. Leuckarti ist der Mitteldarm überhaupt kaum erweitert (Fig. 25). Man kann hier nur von zwei Darmschenkeln oder -schlingen reden, anstatt, wie sonst bei Pulmonaten, von vier, und diese beiden Schenkel sind wieder außerordentlich kurz.

An der hinteren Umbiegung der beiden Darmschenkel sitzt die einzige, unpaare Leber oder Mitteldarmdrüse an, die für sich ganz allein die hinteren drei Fünftel der Leibeshöhle oder noch etwas mehr ausfüllt. Ein regelmäßiger Sack von dunkler Farbe bei A. Semperi und Strubelli, trägt sie rings feine kugelige Ausstülpungen als einen Zottenbesatz (Fig. 24). Sie hat ein weites rundes Lumen (Fig. 24 b), und in dieses wird die gesammte Nahrung aufgenommen. Bei A. Leuckarti (Fig. 25) ist die Mitteldarmdrüse hell und gröber unregelmäßig gelappt, eins der besten Artmerkmale. Der Inhalt der Mitteldarmdrüse bestand bei A. Semperi aus schwarzem, humösen Pflanzendetritus mit vereinzelt Pilzhypen, bei A. Leuckarti war es ein weißer Brei, der aus reiner Pilz- oder Fleischmasse bestehen mochte. Mit anderen Worten, die Thiere stehen auf der ursprünglichsten Stufe der Landthierernährung, die zwischen Moder, Pilzen und Fleisch schwankt. Ich gestehe, dass mir der Fressakt wenig verständlich ist. Ohne die große Radula würde ich ein saugendes Schlürfen annehmen<sup>2</sup>.

Die hohe Bedeutung dieser Form des Nahrungskanales leuchtet wohl jedem Kenner ohne Weiteres ein. Auf die Anzahl der Mitteldarmdrüsen mag nicht viel zu geben sein, so schwankt sie bei Onchidium zwischen zwei und drei, und bei manchen Pulmonaten verschmelzen die beiden Lebergänge zu einem. Aber dass die Verdauung innerhalb

<sup>1</sup> Hier ist nächst den Mantelorganen vielleicht der stärkste Unterschied gegenüber Vaginula. Bei dieser liegen die Speicheldrüsen vor dem Schlundringe nach Art der Opisthobranchien, bei Atopos treten die Speichelgänge durch den Schlundring wie bei den Pleurommatophoren.

<sup>2</sup> Besonders interessant ist mir in dieser Beziehung, was HERDE von seiner Rathousia sagt (l. c.): »Elle se nourrit exclusivement de proies vivantes, Hélices, Ambrettes, Bulimus etc., qu'il dévore par succion, au moyen d'un trompe rétractile.« Da H. von der Radula nichts sagt, wird nicht klar, wie man sich deren Verwendung zu denken habe.



dieser Darmausstülpung, oder wenn wir so wollen, innerhalb der embryonalen Darmhöhle statt hat, ist äußerst charakteristisch. Für mich besteht kaum ein Zweifel, dass diese Topographie und Physiologie auf die Opisthobranchien hinweist, und zwar auf die Gymnobranchien, resp. die Cladohepatiker, wenn auch nicht unmittelbar. Man lasse sich die in die Rückenanhänge eines Aeolidiers eintretenden Ausstülpungen etwas verkürzen, und man hat die von *Atopos*. Dessen Munddarmbildung ist allerdings eine Sondererwerbung, die ohne Parallele dazustehen scheint.

Die Genitalorgane bewiesen zunächst, dass die Thiere erwachsen waren. Sie sind in ihrer Anlage durchaus vaginulidenhaft, ohne dass mir eine völlige Aufklärung gelungen wäre. Bei *A. Semperi* ist die Zwitterdrüse in eine Anzahl Follikel zerspalten, deren einzelne Kanäle sich zum Zwittergang sammeln (Fig. 27), bei *A. Leuckartii* ähnliche Zerklüftung, ohne besondere Gänge (Fig. 28), bei *A. Strubelli* mehr eine einheitliche Masse. Zwittergang bei *A. Semperi* weiter unten angeschwollen (bez. eng geschlängelt), bei *A. Leuckarti* gleichmäßig eng. Spermatocyste nierenförmig, verschieden groß. Eiweißdrüse etc. waren schwerer zu verfolgen, da sie bei der durch trübe Wintertage verlängerten Untersuchung bald aufquollen. Der Oviduct bei *A. Semperi* am weitesten, bei *A. Leuckarti* am engsten. Receptaculum kugelig. Einen Gang vom Vas deferens zum Receptaculum nachzuweisen gelang mir nicht mit der wünschenswerthen Sicherheit. Der Genitalporus unmittelbar mit dem Athemloch zusammen. Der Samenleiter tritt hier in die Haut ein und bald dicht unter das Epithel (Fig. 7), das er ein wenig hervorwölbt. So zieht er nach vorn bis zur Wurzel des Penis, tritt hier heraus, schlängelt sich wie bei *Vaginula* und geht zum blinden Ende des Penis, der ja weiter nichts ist, als der erweiterte Samenleiter (Fig. 49 a). Er ist hier ein einfacher kurzer cylindrischer Schlauch, an dem der Retractor etwas vor dem Ende anfasst. Seine andere Insertion liegt am seitlichen Sohlenrande, neben dem Fühlermuskel. Das Lumen der Ruthe liegt nicht central, sondern stark excentrisch, und die dickere Hälfte ist an ihrem freien inneren Rande unregelmäßig zackig, einer Säge mit steilen Zähnen ähnlich. Anhangsorgane, Penisdrüse und dgl. fehlen.

Der Schlundring (Fig. 26) hat ein sehr primitives Aussehen. Alle seine Ganglien sind so nahe an einander gerückt, dass weder von Kommissuren noch von Konnektiven etwas zu sehen ist. Ja, es bleibt nur eine ganz feine Öffnung für den Durchtritt des Ösophagus. Dabei ist das ganze Centrum in die Länge gestreckt. Die birnförmigen Cerebralganglien stoßen zusammen; die vorderen Ganglien der unter dem Schlunde gelegenen Masse scheinen die Pedalganglien zu sein, dahinter

als ähnliche längliche paarig angelegte Masse die Visceralknoten. Zwischen ihnen und den Pedalganglien die Gehörblasen mit den zahlreichen Otoconien der Pulmonaten. Von der auffälligen Lage der rundlichen Buccalganglien ist oben gesprochen. Als möglich muss ich es gelten lassen, dass das, was ich als Pedalganglien deutete, die Pleuralganglien sind, und dass die hintere Masse die verschmolzenen Fuß- und Eingeweideknoten darstellen.

Die Mantelorgane, Herz, Lunge und Niere, wozu noch eine Schleimdrüse tritt, sind von kreisförmigem Umriss und reichen vom rechten Sohlenrande bis herüber zum linken. Das Athemloch ist ein feiner Spalt von ziemlich 1 mm Länge, genau in dem oberen Umschlag der Fußrinne. Über einige Punkte, Nierenporus und Nierenspritze, bin ich nicht ganz ins Klare gekommen. Um eine gute Schnittserie zu gewinnen, muss man die Radula herausnehmen, deren Zähne mir von Testacella her in unliebsamer Erinnerung sind. Ich öffnete zu dem Zwecke von links her, wie bei der Sektion, wobei eine Durchtrennung der Niere und Lunge sich kaum vermeiden lässt. Wer künftig hier völlig aufräumen will, möge von der Sohle aus eingehen! Groß sind die Lücken nicht, die mir bleiben. Immerhin wäre gerade hier, wo es sich um die strittige Auffassung der Verhältnisse von Vaginula und Onchidium handelt, absolute Durchsichtigkeit erwünscht.

Die Niere, gelb und trabeculär, nimmt fast den ganzen Umkreis ein (Fig. 49 a u. 21), nur die untere Stelle am Athemloch lässt sie frei. Hier liegt als weißlicher Sack die Lunge; die Herzvorkammer wendet sich aber anscheinend mehr der Niere zu; von ihr aus lagert sich am Hinterrande der Lunge, zwischen dieser und der Niere, ein dichter Körper, die Schleimdrüse. Niere und Lunge haben in ihrem Bau die größte Ähnlichkeit, anders als etwa bei einer Helix oder dergl. Beide sind gekammerte Säcke, in die von der Wand aus Balken, bez. Blätter vorspringen. Die Kammern der Lunge sind freilich viel weiter und gröber als die der Niere, vielleicht um das Dreifache, aber der Grundplan ist derselbe; nicht bloß ein gefäßreiches Netzwerk an einer Wand, sondern die Flächenvergrößerung der Wirbelthierlunge (s. Fig. 29). Auch ist die Differenz in den Abständen der vorspringenden Blätter ungleich geringer als bei Vaginula. Da ein besonderer, neben der Lunge ausmündender Ureter zu fehlen scheint, so möchte ich in der That kaum Bedenken tragen, diese Lunge als einen umgewandelten, blutreichen und nicht mehr secernirenden Nierenabschnitt zu betrachten, wie gesagt, aber bloß diese Lunge. Und v. IHERING's Nephropneusten mögen hier Geltung behalten.

Im Einzelnen Folgendes. Die Lungenblätter tragen ein niedriges Cynderepithel (Fig. 30), möglicherweise wimpernd, was nicht sicher mehr zu konstatiren war. Ihre bindegewebige Basalmembran ist kaum wahrzunehmen; und die frei vorspringenden Blätter werden einzig von zwei Epithelschichten gebildet, die vielfach aus einander weichen, um sinuöse Blutlücken zu lassen. Die Zellen der Niere sind etwas höher, ihre Kerne rundlicher; hier und da, verschieden dicht, die Harnsäurekonkremente. Seltener weichen in vorspringenden Blättern die beiden Epithelien aus einander. Die Schleimdrüse, die sich auf der Hinterseite zwischen Niere und Lunge einkeilt, besteht, ähnlich der Fußdrüse, aus gleichmäßig gehäuftem, großkernigen Schleimzellen.

Am Herzen sind Kammer und Vorkammer fast gleich stark muskulös, und auf Schnitten kaum zu unterscheiden. Im Aortenanfang steckt Blutgerinnsel, das in der Leibeshöhle nicht auffällt, während Vaginula meist um den Magenstiefel, seltener vorn neben dem Pericard, dicke krümelige Gerinnsel in der Leibeshöhle anhäuft. Von den venösen Hauptsinus ist schon gesprochen, man bemerkt noch mancherlei Lücken in der Haut, wohl auch größere Spalträume in der Begrenzung der Leibeshöhle, wie in Fig. 8.

Schale, Schalentasche oder Mantelhöhle durchaus fehlend wie bei Vaginula. — —

Wer einige präzise Anhaltspunkte für die Artbestimmung wünscht, mag sich etwa an Folgendes halten:

- A. *Semperi*. Auf dem Boden der Leibeshöhle nahe dem Vorderende ein starker strahliger Muskelknoten. Fußdrüsenende nach hinten gerichtet. Mitteldarmdrüse mit zahlreichen kleinen Follikeln besetzt, dunkelbraun.
- A. *Strubelli*. Boden der Leibeshöhle glatt. Fußdrüsenende nach vorn umgebogen. Mitteldarmdrüse wie bei der vorigen.
- A. *Leuckarti*. Boden der Leibeshöhle glatt. Fußdrüsenende, wie bei A. *Semperi*, nach hinten gerichtet. Mitteldarmdrüse mit wenigen flach eingeschnittenen Lappen, hell weißlich braun.

In Summa zeigt sich *Atopos* als ein echtes Vaginulidengenus. Das Notaeum, die Soleolae, die Kopfbildung, die beiden Fühlerpaare in ihrer Verschiedenheit sind eben so sichere Zeugnisse wie die Beschaffenheit der Genitalien und der subcutane Verlauf des Vas deferens von der weiblichen Geschlechtsöffnung bis zur Ruthe. Besondere Erwerbungen sind der Mangel des Kiefers, der große Radulasack, das Testacellidengebiss, die Spinndrüsen, der Mangel der Penisdrüse so gut wie die gekielte Form des Notaeums. Dabei steht *Atopos* dem Ursprunge



der Vaginuliden bei Weitem näher als Vaginula; das folgt aus der Topographie der Mantelorgane, aus der vorderen Lage der Athemöffnung und des Afters, aus der einfachen Beschaffenheit der Hautdrüsen und nicht zum mindesten aus der unpaaren und in ihrem Hohlraum die Verdauung besorgenden Mitteldarmdrüse. Vaginula hat gleichfalls bisweilen solche Leberverdauung, wobei der Chymus in die Lebergänge aufgenommen wird. Ich konnte es von einer Art bekannt machen (siehe »Über einige Vaginula-Arten. Zool. Jahrb. 1894) und habe inzwischen weitere Beispiele gefunden.

Wer Atopos als Ausgangspunkt gelten lässt, für den gruppieren sich die Gattungen Vaginula und Onchidium ziemlich selbstverständlich herum, die Gattungen mit ähnlichem Notaeum, ähnlichen Fühlern (bei Onchidium schwankend), und gleicher Penislage. Bei Atopos sind die weibliche Öffnung, der After und die Lungennierenöffnung (vielleicht als ein einziger ursprünglicher Nierenporus) zusammen vorn geblieben. Bei Vaginula bleibt der weibliche Porus vorn, aber die Lungen-After-Kloake ist ans Hinterende gerückt, — bei Onchidium auch der weibliche Porus, so dass hier der Gegenpol von Atopos erreicht wird. Mir will scheinen, als wenn sich die Stufen im Einzelnen noch verfolgen ließen.

Die typische Anlage von Vaginula ist die, dass der vierte Darmschenkel mit dem Oviduct zur Haut zieht, und dass sich hier der Enddarm unter rechtem Winkel nach hinten umbiegt und innerhalb der Haut bis ans Hinterende läuft, die Lungenöffnung mit sich nehmend. Durch SEMPER haben wir aber Fälle von neotropischen Vaginulae kennen gelernt, bei denen der vierte Darmschenkel gar nicht mehr nach dem weiblichen Porus geht, sondern ein Stück dahinter, bis zu 4 cm, in die Haut eindringt. SEMPER verwendet es als Artmerkmal. Ich glaube, man darf den ersten Schritt zur Bildung von Onchidium darin sehen; der Darm ist ursprünglich nach dem weiblichen Porus gegangen, hat sich aber eine Strecke weit aus der Haut herausgelöst. Schreitet diese Loslösung fort, bis gar kein Darmstück mehr in der Haut steckt, sondern der Mastdarm kurz zum After durchbricht, dann ist Onchidium erreicht.

Aber auch der weibliche Porus kann schwanken. Seine genaue Lagebeziehung, durch exakte Messungen nach HEYNEMANN'S Methode festgestellt, giebt einen der besten äußerlichen Speciescharaktere. Und doch kenne ich mehrere Arten, bei denen die Lage des Porus beträchtlich schwankt, so dass ich z. B. ein Exemplar der Vaginula natalensis nach äußerer Untersuchung bestimmt für eine neue Art hielt, weil der weibliche Porus weit zurückverlagert war. Das wäre wieder eine Etappe zur Onchidienbildung.

Der Weg, der von *Atopos* zu *Onchidium* führt, wird demnach von dem Darm und der weiblichen Öffnung verschieden zurückgelegt. Zuerst wohl verlängert sich der Enddarm und zieht in der Haut nach hinten zu einem terminal gelegenen After, zugleich mit der Lungenöffnung. Nachher verschiebt sich der Genitalporus nach hinten, und damit tritt der letzte Darmschenkel, der sich noch an den Oviduct hält, eben so später in die Haut ein. Dann eilt dieser Darmschenkel wieder voraus, indem er sich immer mehr aus der Haut löst, und schließlich folgt der weibliche Porus allein nach.

Ich glaube, man kann selbst noch eingehender verfolgen. Jene neotropischen Vaginulae, bei denen der Darm vom Oviduct entfernt in die Haut tritt, haben zum Theil ein breites helles Mittelfeld auf dem Rücken, und dieses hat eine unsymmetrische Ausbuchtung in das rechte dunkle Feld an der Stelle des darunter liegenden Pericards. Fast dieselbe Rückenzeichnung, helleres Mittelfeld mit Ausbuchtung über dem freilich etwas weiter zurückliegenden Herzbeutel, findet sich aber bei einigen flachen *Onchidien*, die vom Wasser entfernter, wenigstens nicht in unmittelbarer Berührung mit der Brandungswelle, auf den Mangrove-wurzeln sich aufhalten; MAX WEBER hat sogar ein solches in einer Flussmündung, also wohl in süßem oder doch brakischem Wasser gefunden. Die *Onchidien* dieser Gruppe aber haben noch eine relativ schmale und so zu sagen trockene Sohle, die wie bei *Vaginula* in feine Querlamellen oder *Soleolae* zertheilt ist. Umgekehrt ist bei jenen plumpen Formen, die mit ihren kräftigen Hautkiemen mehr den Aufenthalt unter Wasser verrathen, die Sohle zu groben Blasen geschwellt. Das Alles sind Dinge, die künftig genauer erörtert werden sollen.

Ich behaupte keineswegs, in dieser Ableitung unmittelbar die phylogenetische Entwicklungsreihe aufgedeckt zu haben. Vielmehr würde ich selbst gegen eine derartige direkte Ableitung Verwahrung einlegen. Jede der drei Gattungen hat ihre Besonderheiten, — um die Haut nur zu nennen, *Atopos* die Färbung und die einfachen Drüsen, *Vaginula* die Epitheleinsenkungen, *Onchidium* die complicirte Tektonik der Drüsen, Rückenaugen, Kiemen etc.; — oder die männlichen Endwege, *Atopos* hat den einfachen Penis, *Vaginula* zierliche Penis-skulptur und die quastenförmige Penisdrüse, *Onchidium* entweder einen Penis ohne Anhänge oder mit eigenartiger unverzweigter Drüse. Man kann also sehr wohl den Penis vieler *Onchidien* auf den von *Atopos* zurückführen, aber nicht durch die *Vaginula*form hindurch.

Vielmehr bedeuten jene Etappen weiter nichts als die Wege und Richtungen, welche die Vorfahren einschlugen, um in einer reichen Kette die verschiedenen Extreme aus einander abzuleiten, in einer

Kette, als deren zersprengte Glieder wir die jetzt lebenden Genera anzusehen haben.

Gegen die Herleitung der Onchidien von Landthieren, wie sie bekanntlich auch BERGH vertritt, wird Mancher ihre ontogenetische Entwicklung geltend machen, denn sie haben beschaltete Larven, während Vaginula eine direkte Entwicklung durchmacht (selten auch vivipar. wie ich hinzufüge). Von Atopos wird wohl Ähnliches vermuthet werden dürfen, dem Landaufenthalte entsprechend. Dass man die Larven der Onchidien mit denen der Auriculaceen verglich, lag nahe, bei dem üblichen System, welches sie und die Onchidien nachbarlich an die Pulmonaten anzuschließen pflegte. Man wird jetzt vielleicht weniger Einwände erheben, wenn wir die Beziehung vielmehr bei den Gymnobranchien suchen wollen, für welche ja die gleichen Larven charakteristisch sind.

Es ist nun nicht zu leugnen, dass diese Entwicklung der auf den morphologischen Vergleich gestützten Ableitung entgegensteht. Doch scheinen mir die Schwierigkeiten nicht unüberwindlich. Man könnte annehmen, dass die Landeinwärtsbewegung der Urform, die zu Atopos und Vaginula führte, noch nicht weit gegangen war, als in der ange deuteten Weise die Onchidien sich differenzirten, nach dem nahen Strande zurückwandernd. Wäre selbst der Gedanke zu phantastisch, dass eine marine Jugendform, die bei der Anpassung an das Landleben unterdrückt war, bei der Rückanpassung an den Meeresstrand wieder zum Vorschein kam? Sie lag doch wohl noch immer im Blute.

Die hier sich aufdrängende Idee, die Vaginuliden möchten direkt von Opisthobranchien stammen, lässt den Blick weiter schweifen, zum mindesten zu den Athoracophoriden oder Janelliden. Bei ihnen brachte mich seiner Zeit eine Reihe von Besonderheiten, die Fühler, die gespaltene Zungenpapille, die Spermatocyste, die Mantelorgane, die Muskulatur, die Ernährung u. A. auf die Vermuthung, auch sie möchten mit dem altumgrenzten Stamme der echten Landpulmonaten oder Stylommatophoren in keiner direkten Beziehung stehen, sondern gleichfalls von Hinterkiemern auf eigenem Wege entsprosst sein. Ich wage mich vorläufig nicht darüber zu äußern, wie weit die Wurzeln der Vaginuliden und der Athoracophoriden von einander entfernt gewesen sein mögen. Immerhin scheint es jetzt erst recht rathsam, diese beiden Familien zusammenzufassen und sie als Mesommatophoren den echten Stylommatophoren, die nunmehr Pleurommatophoren heißen sollten, gegenüberzustellen.

Für Atopos war darauf hinzuweisen, dass seine Ernährungsweise die alterthümlichste ist, die wir bei Landthieren überhaupt kennen; Janellen, die Farnkrautschuppen fressen (nach früherem Befund),



dürften gleichfalls recht alt sein. Da legt denn das gemeinsame Vorkommen und die räumliche Beschränkung der Athoracophoriden und des *Atopos* den Gedanken nahe, die Schöpfung der Mesommatophoren möge mit dem alten südöstlichen (malayisch-australischen) Jurakontinent in Verbindung stehen.

Leipzig-Gohlis, 2. März 1894.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXXVII.

Fig. 1. *Atopos Semperi* n. sp. Mindanao. Vergr. 2/1. *a*, von links; *b*, von unten; *c*, Querschnitt.

Fig. 2—5 von Gunung, Carbau, Hitu, Amboina. Vergr. 2/1.

Fig. 2. *Atopos Leuckarti* n. sp., von rechts.

Fig. 3. *Atopos Strubelli* n. sp., von rechts.

Fig. 4. Ein jüngerer *Atopos* unbestimmter Art, von rechts.

Fig. 5. Ein *Atopos* unbestimmter Art von unten, Kopfende links.

Fig. 6. Hauttuberkeln eines *Atopos*.

Fig. 7. Hautquerschnitt von *A. Semperi*, rechts unten vorn, von vorn gesehen. HARTNACK, Oc. 3, Obj. 4. *fd*, Fußdrüse; *s*, Blutsinus; *sph*, geschlossener Sphincter des unteren seitlichen Hauptsinus; *vd*, Samenleiter.

Fig. 8. Rückenkiel aus demselben Schnitt. *s*, Sinus.

Fig. 9. Hautquerschnitt von Fig. 5, rechts unten, hinter der Lungenöffnung.

Fig. 10. Hauttuberkeln desselben Thieres. HARTNACK 3/7. *a*, Schnitt durch ein pigmentfreies Tuberkel; *b*, Tangentialschnitt durch ein eben solches; *c*, Schnitt durch ein pigmentirtes.

Fig. 11. Schnitt durch die Fußrinne. Dieselbe Vergr. Lage symmetrisch zu Fig. 9. *kn*, Tuberkel.

Fig. 12. Schnitt durch die Fußdrüse von *A. Semperi*, etwas weiter hinten als Fig. 7. HARTNACK 3/4.

Fig. 13. Schnitt durch die Fußdrüse von Fig. 5 weiter rückwärts. HARTNACK 3/7.

Fig. 14. Fußdrüse von *A. Strubelli*, schwach vergrößert.

Fig. 15. Fußdrüse von *A. Semperi*, eben so.

Fig. 16. Fühler, Fußdrüse und Spinndrüsen von *A. Semperi*. *fd*, Fußdrüse. Rechte Spinndrüse mit Retraktor.

Fig. 17. Rechte Fühler von *A. Strubelli*. *a*, von rechts, *b*, von links. *d<sub>1</sub>*, Ösophagus; *rs*, Radulasack; *gl.b*, Buccalganglien.

Fig. 18. Derselbe Pharynx, weiter nach vorn freigelegt. *m*, Muskel des Radulasackes.

Fig. 19 *a*. Fühler und Kopfretraktoren von *A. Semperi*. *b*, rechte Retraktoren und Mantelorgane desselben; *p*, Penis; *rp*, Penisretraktor; *vd*, Samenleiter; *ra*, rechter Kopf- oder Fühlerretraktor; *n*, Niere; *l*, Lunge; *sh*, Schleimdrüse; *ha*, Vorkammer; *hv*, Kammer des Herzens.

Fig. 20. Proximaler und mittlerer Theil des Ausführungsganges einer Spinndrüse von A. Semperi. *dr*, distales Ende der Spinndrüse; *a*, Ampulle, mit welcher der distale Theil des Ganges einsetzt. HARTNACK 3/4.

Fig. 24. Verdauungs- und Mantelorgane von A. Strubelli. *rs*, Radulasack. *sp*, Speicheldrüsen; *lb*, Mitteldarmdrüse; *hv*, Herzkammer; *ha*, Vorkammer; *n*, Niere; *l*, Lunge; *b*, Querschnitt durch die Mitteldarmdrüse *lb*.

Fig. 22. Mundwerkzeuge von A. Strubelli. *o*, Ösophagus; *sp*, Speichelgänge; *gl.b*, Buccalganglien; *r*, Radula; *m*, Muskel des Radulasackes.

Fig. 23. Theile der Radula von A. Strubelli, links eine losgerissene Längsreihe von der Seite.

Fig. 24. Speicheldrüsen von A. Semperi.

Fig. 25. Darmstück und Mitteldarmdrüse von A. Leuckarti.

Fig. 26. Schlundring von A. Semperi. *ot*, Otocysten.

Fig. 27. Genitalorgane von A. Semperi.

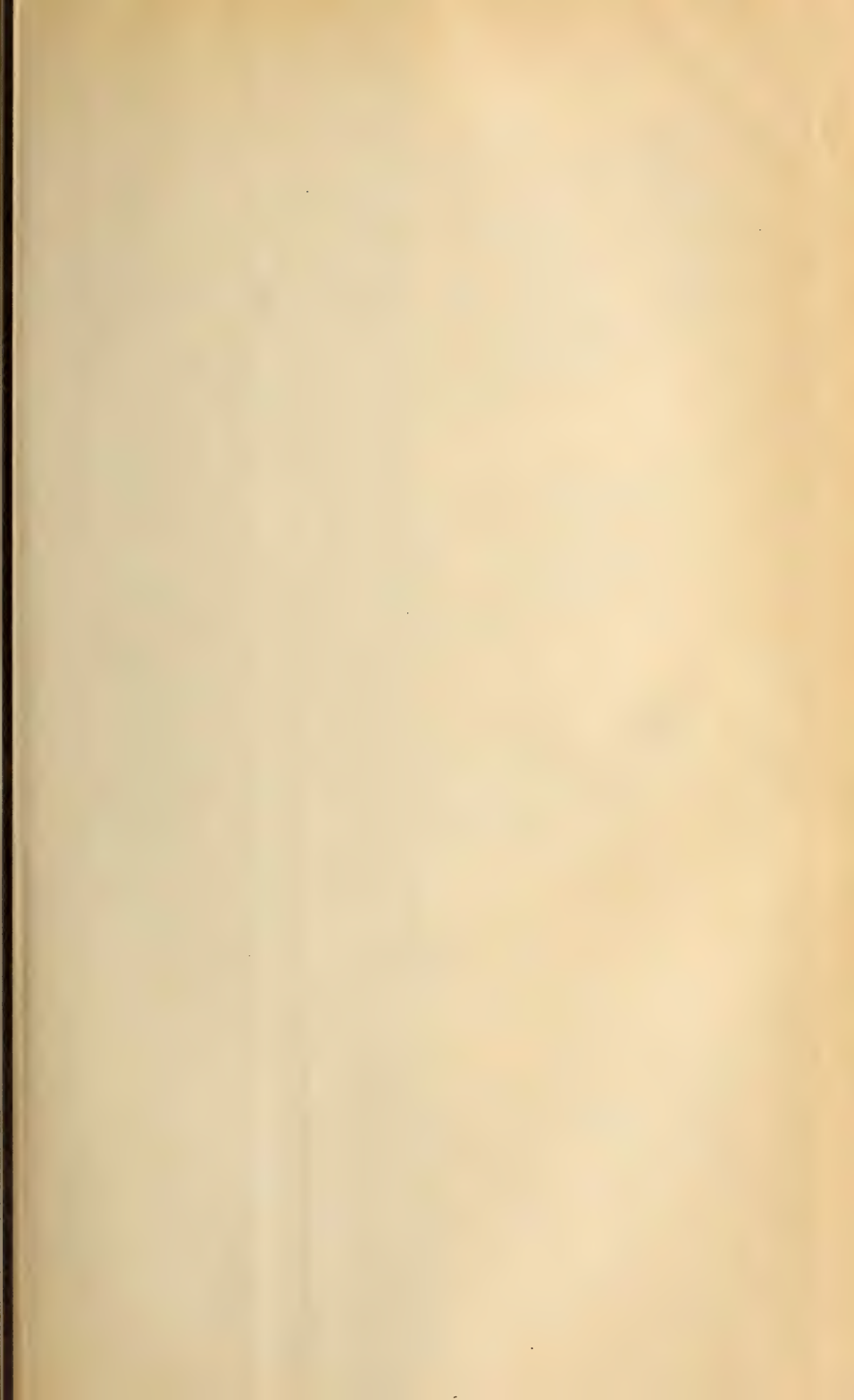
Fig. 28. Dieselben von A. Leuckarti, etwas gequollen. *d*, Enddarm; *zd*, Zwitterdrüse; *spe*, Spermatocyste; *rec*, Receptaculum; *vd*, Samenleiter.

Fig. 29. Theile eines Schnittes aus den Mantelorganen von Fig. 3. *a*, schwächer, *b*, ein Stückchen stärker vergrößert (HARTNACK 3/7). *l*, Lunge; *n*, Niere; *sh*, Schleimdrüse.

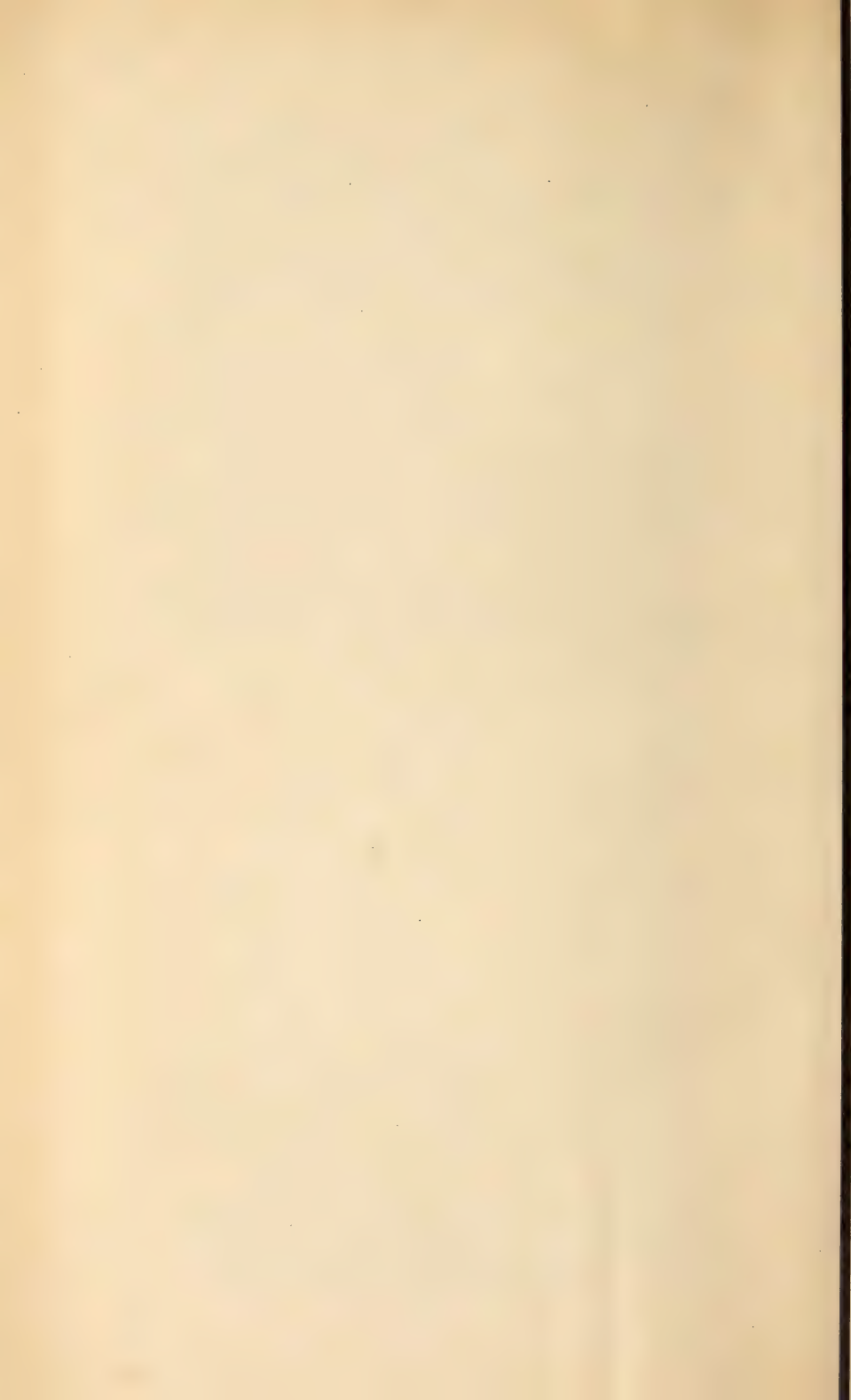
Fig. 30. Schnitt durch die Mantelorgane desselben Thieres, gerade durch die Öffnungen. *l*, Lunge; *od*, Oviduct (Vagina); *vd*, Samenleiter.

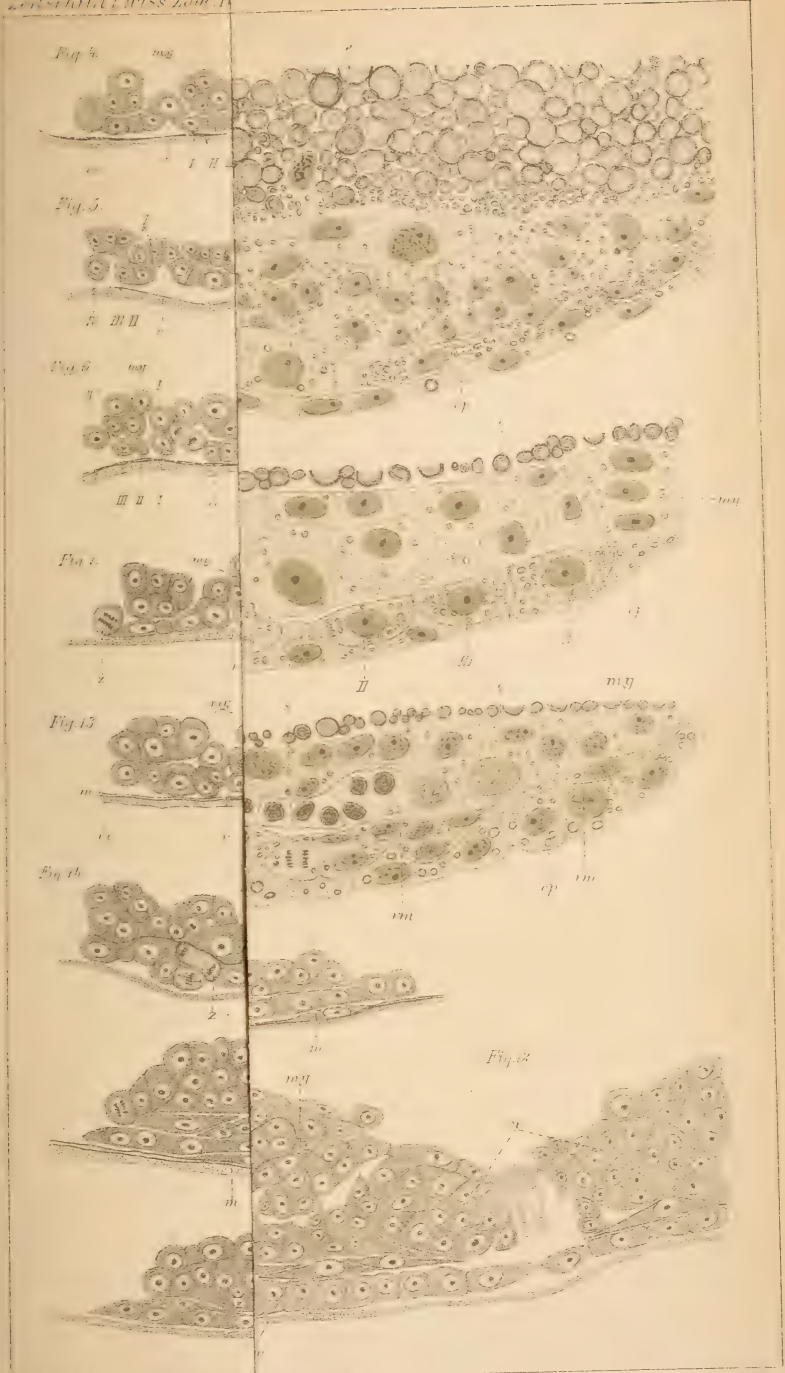
Fig. 34. Schnitt durch den mittleren Theil des Spinndrüsenganges von demselben Thiere. Oben ist derselbe Gang weiter proximal noch einmal getroffen. HARTNACK 3/7.

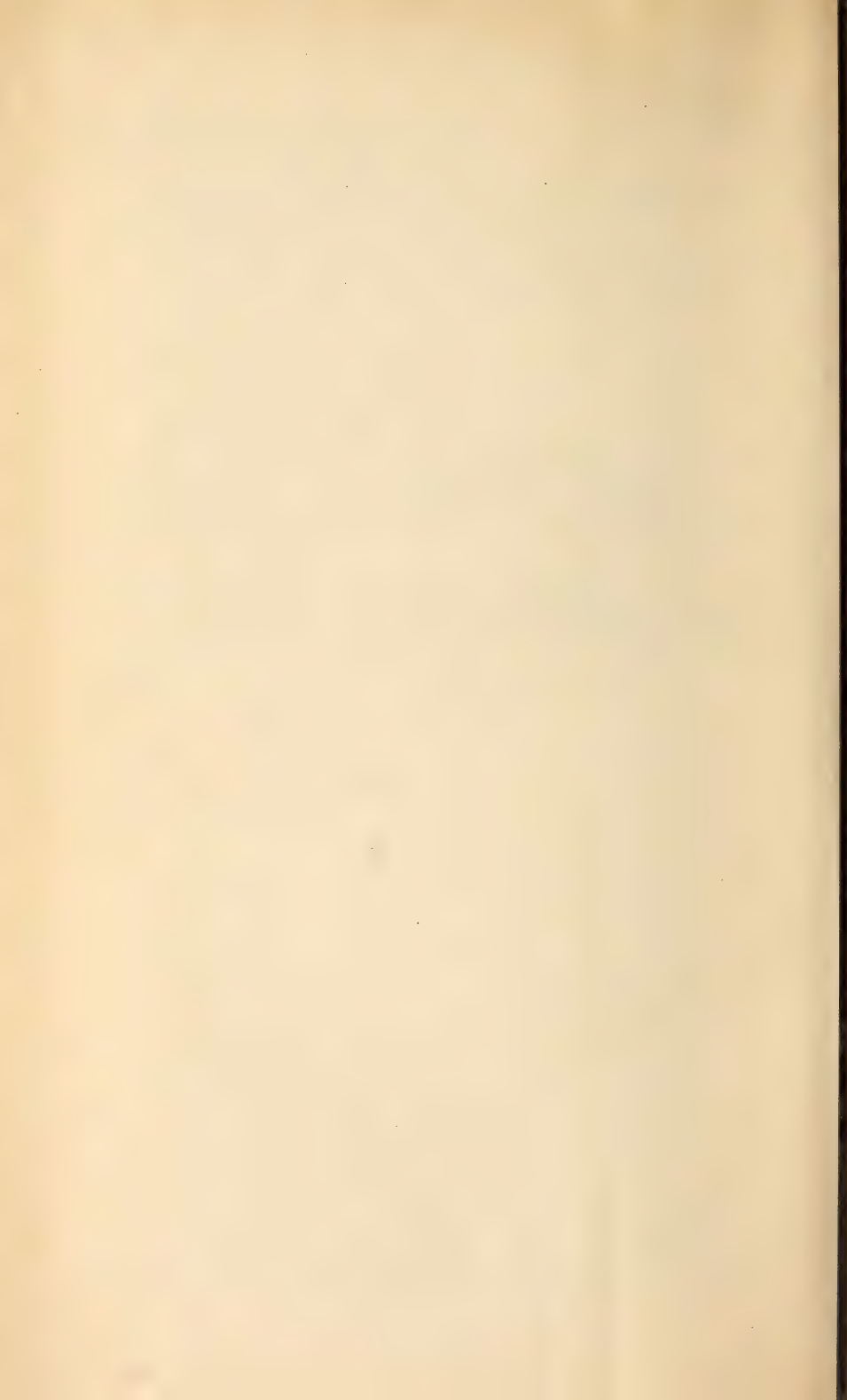














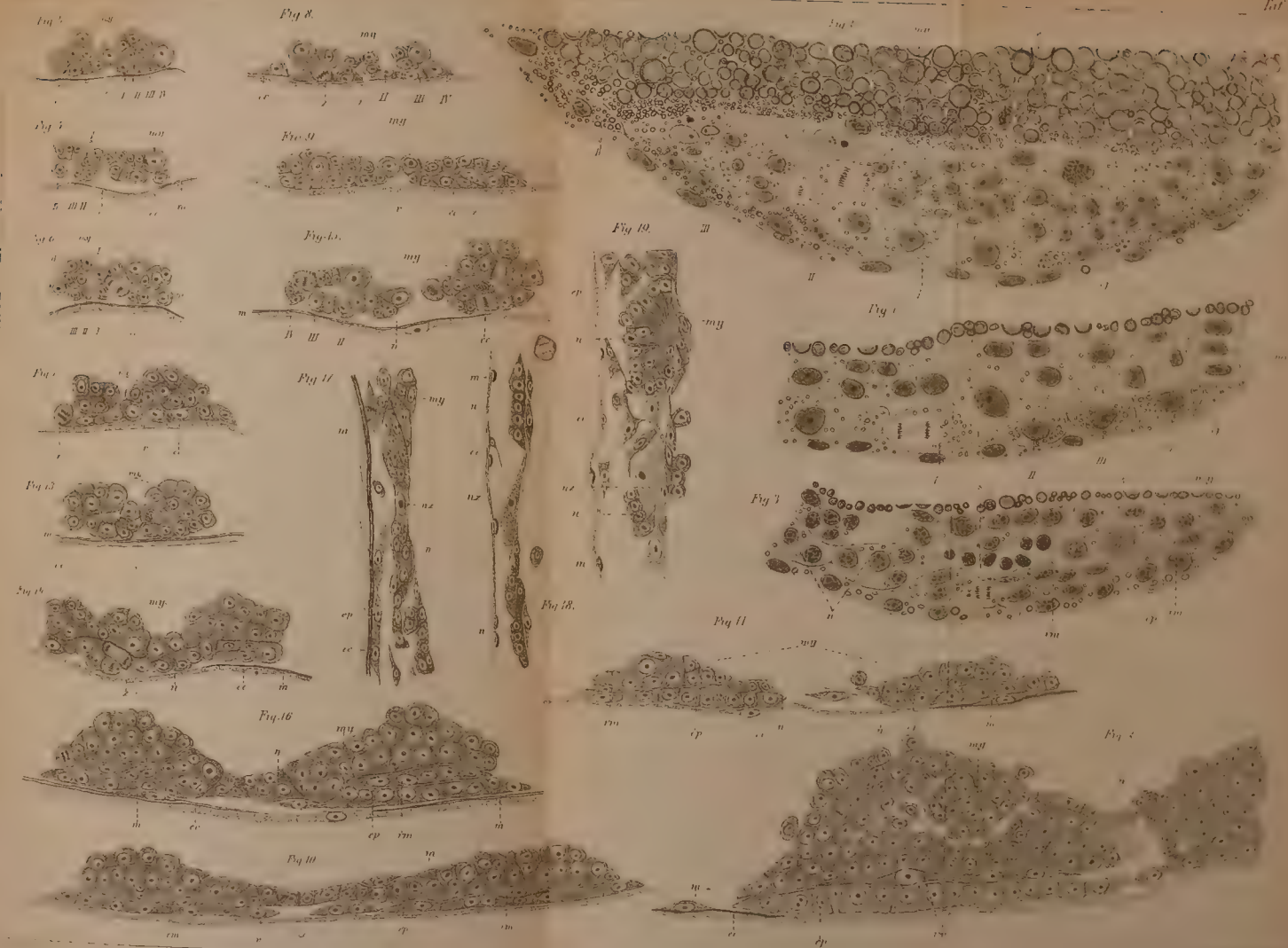




Fig. 21

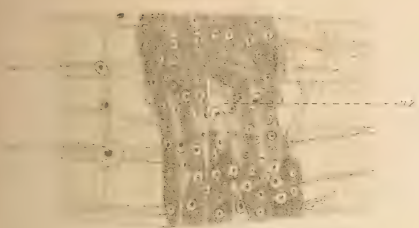


Fig. 25

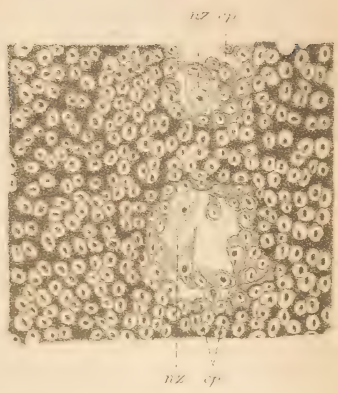


Fig. 22

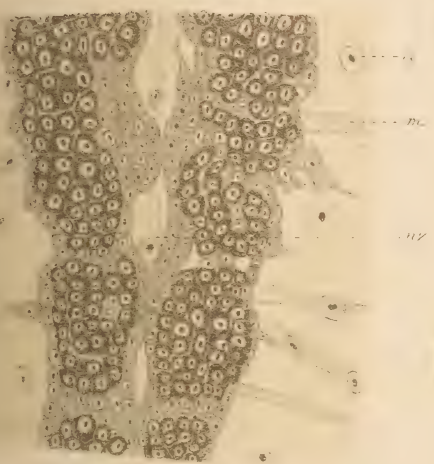


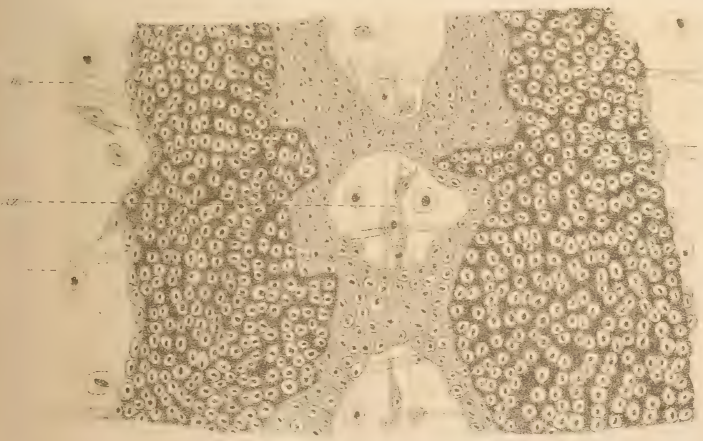
Fig. 26



Fig. 20

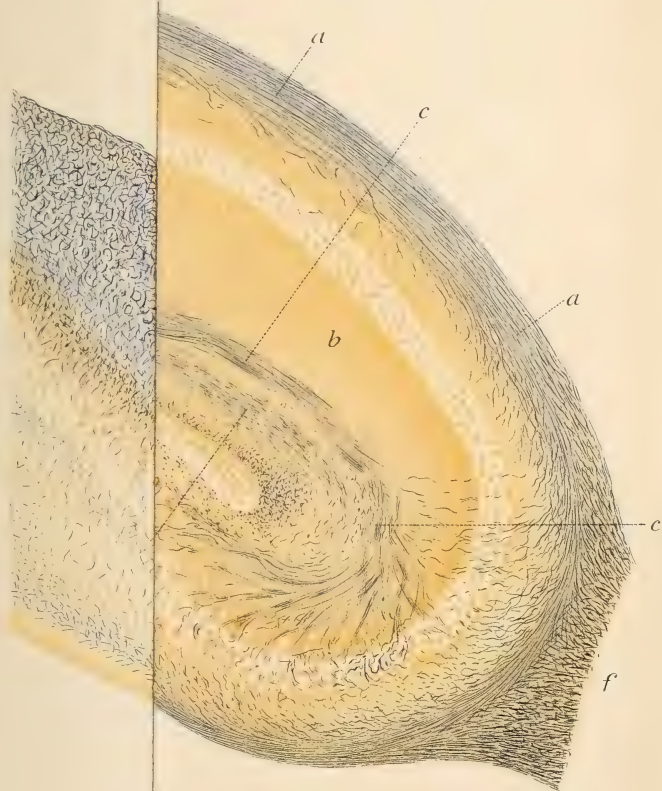


Fig. 24





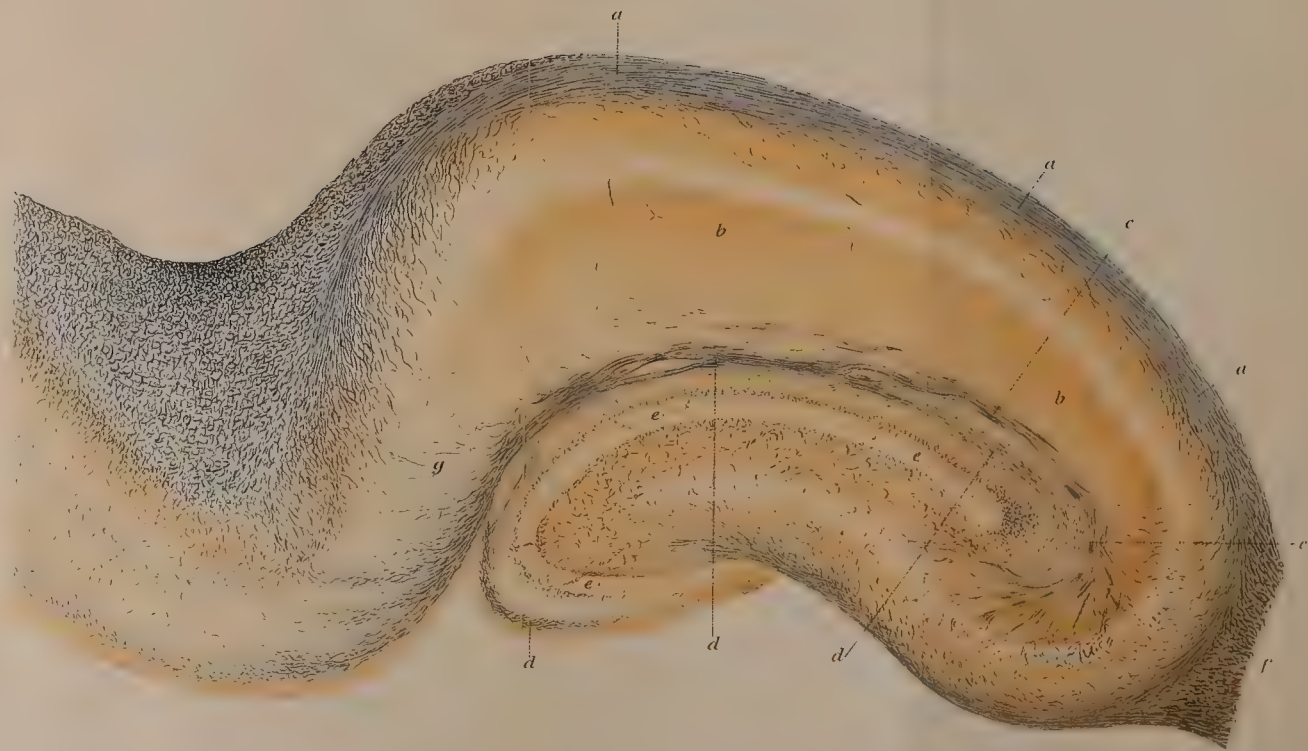




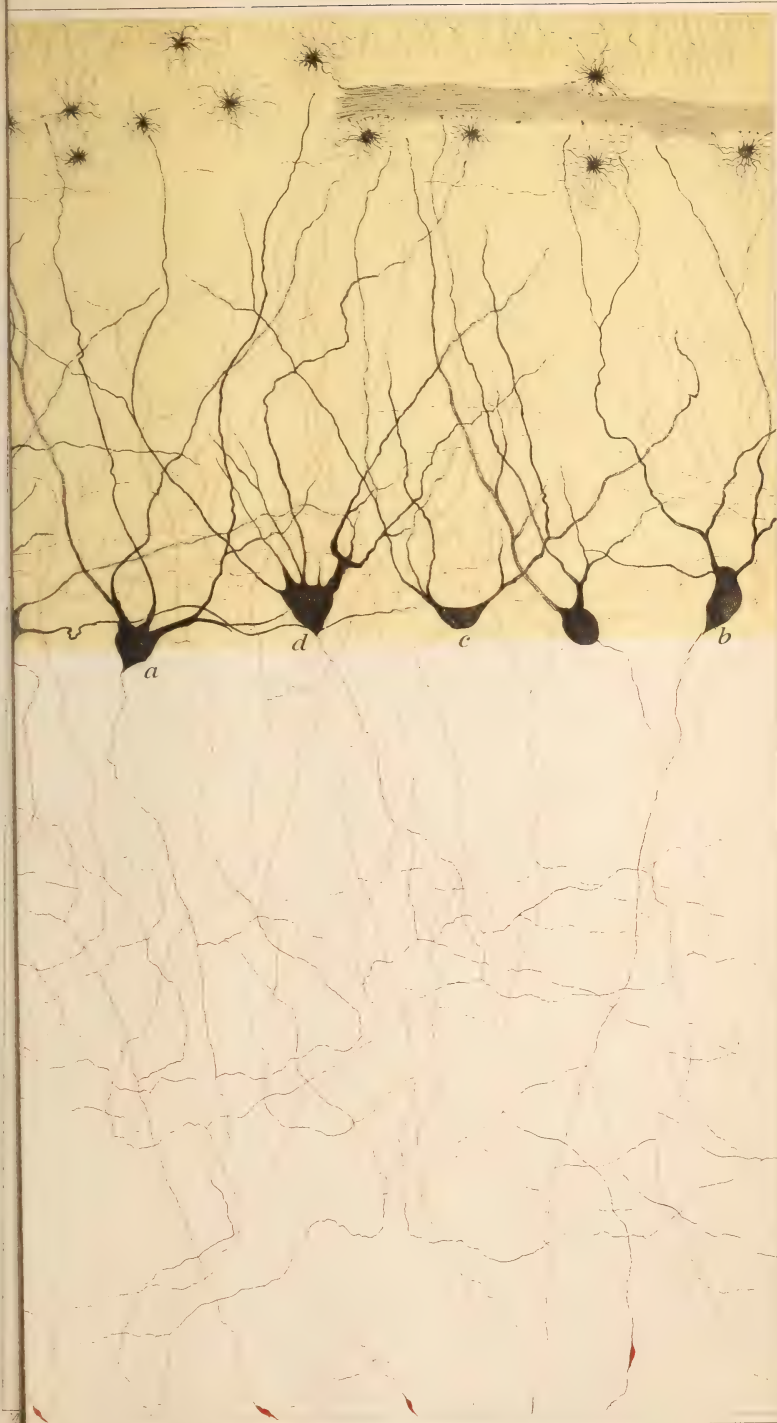




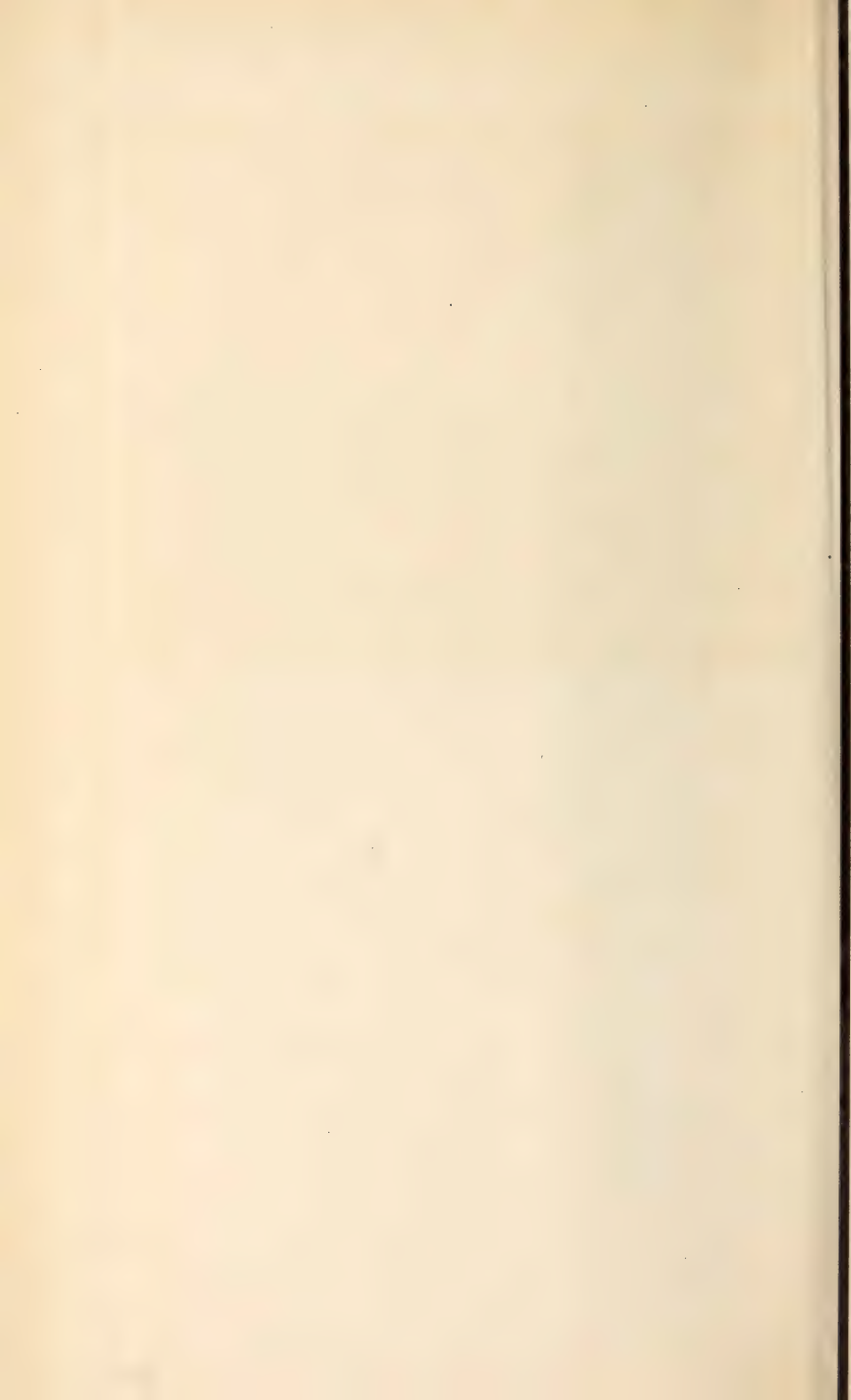
I.



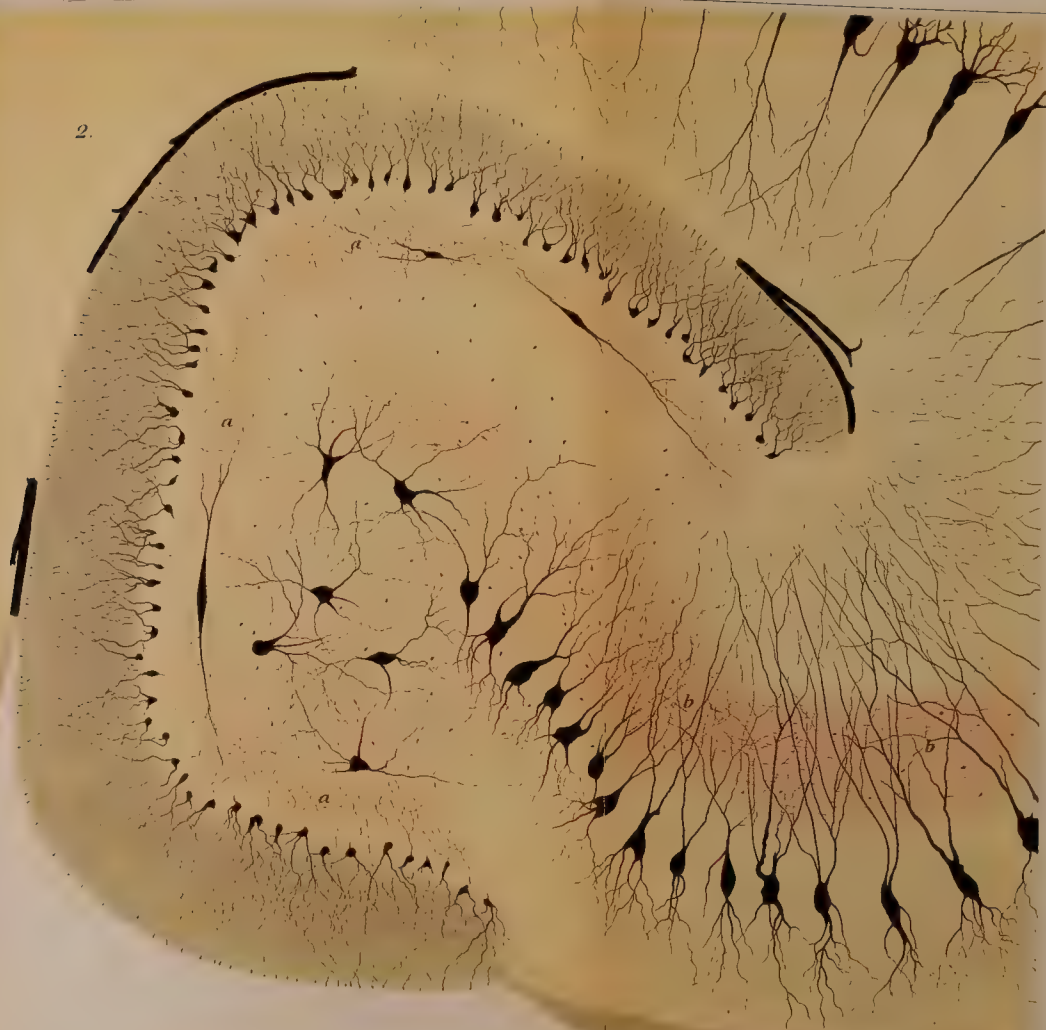








2.



3.



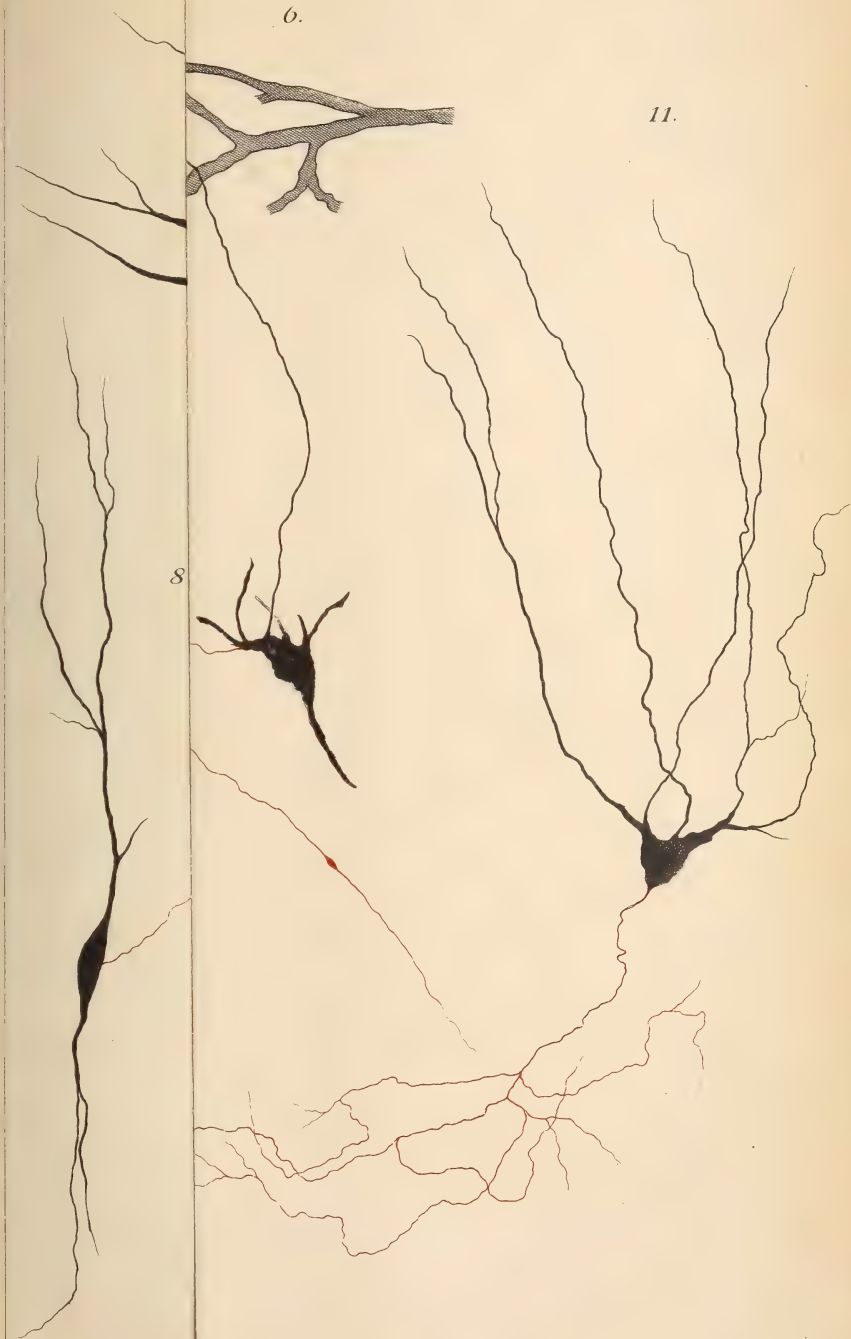




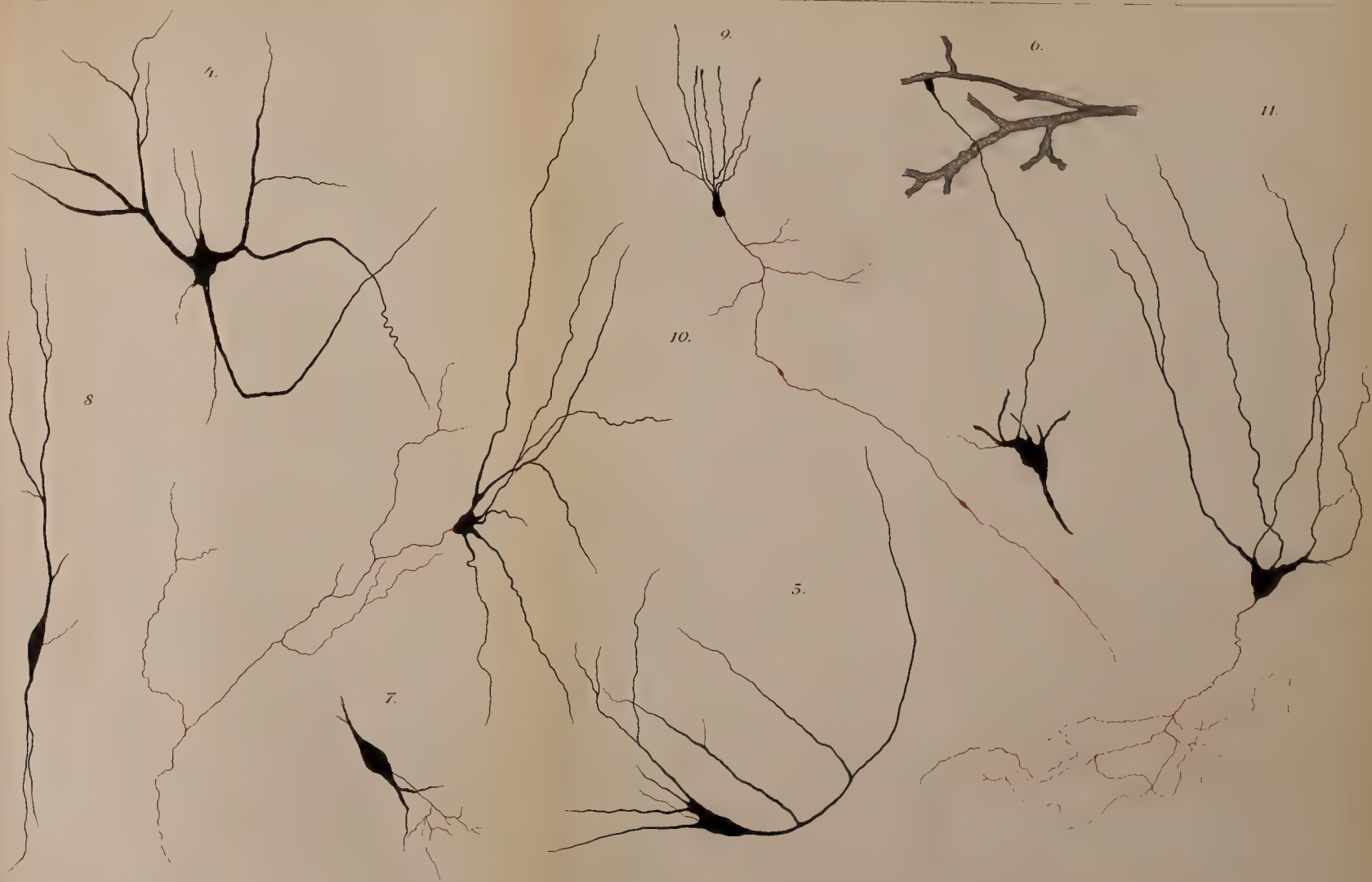
6.

11.

8

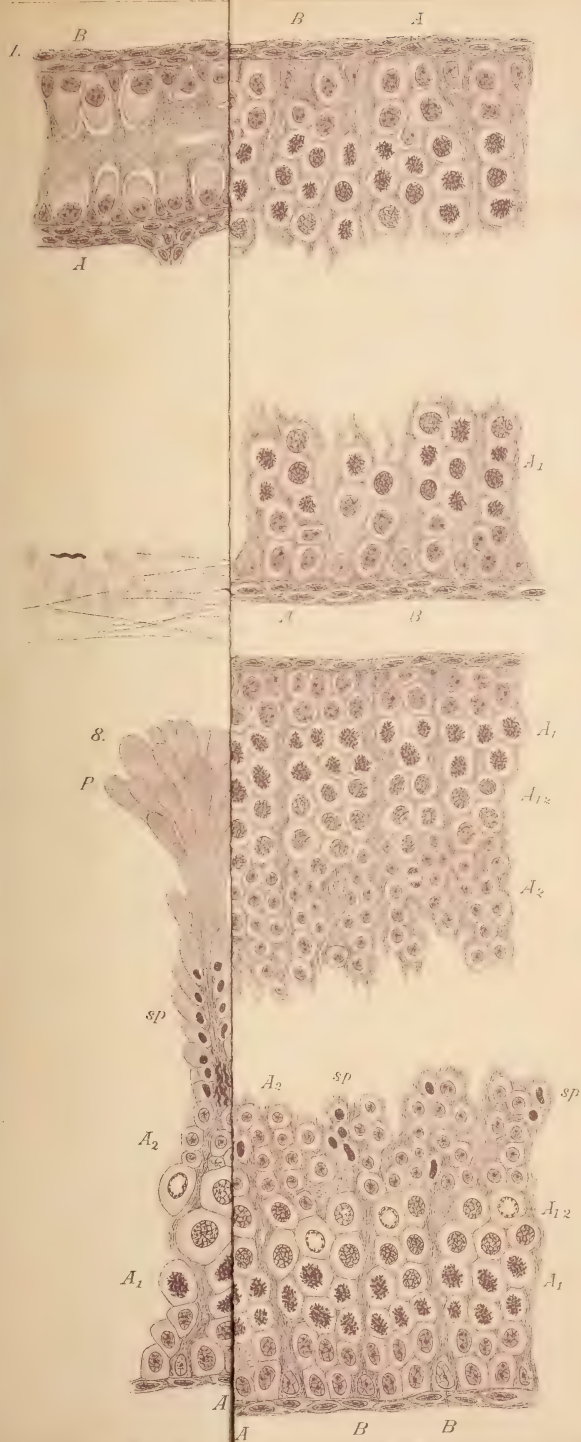






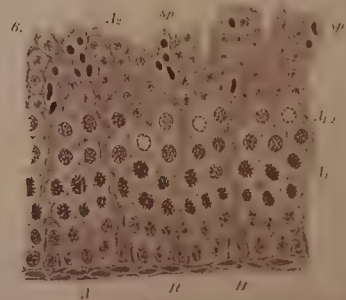
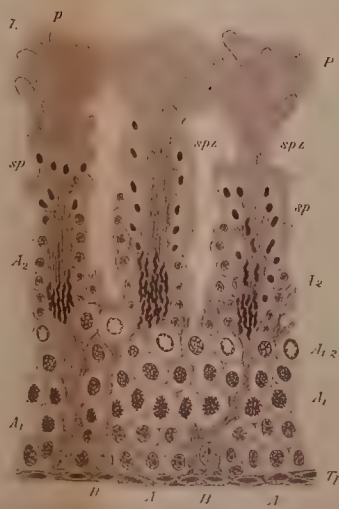
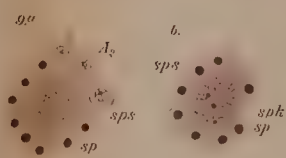
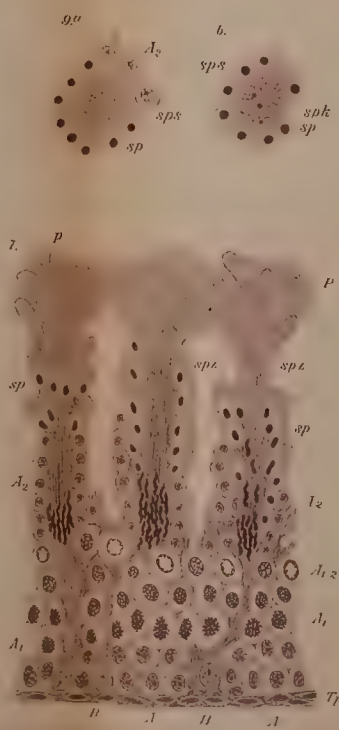
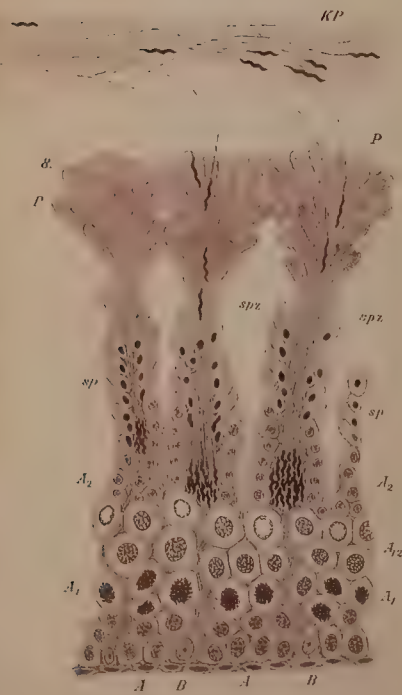
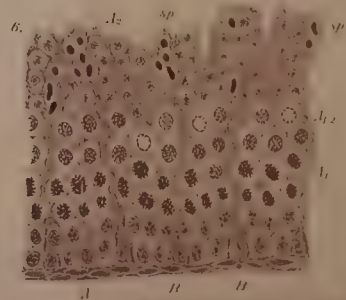
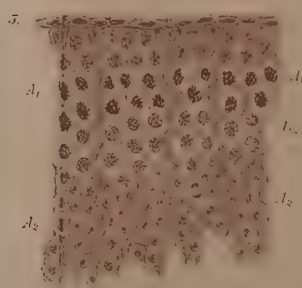
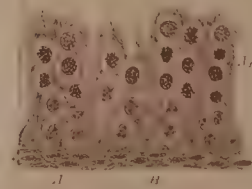
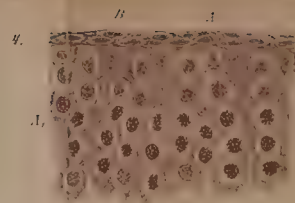
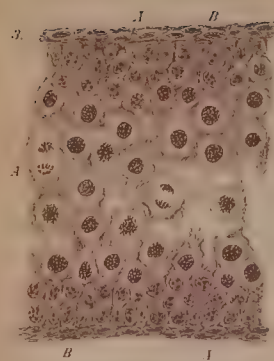
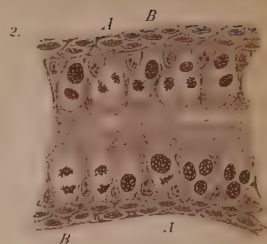
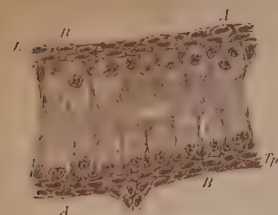












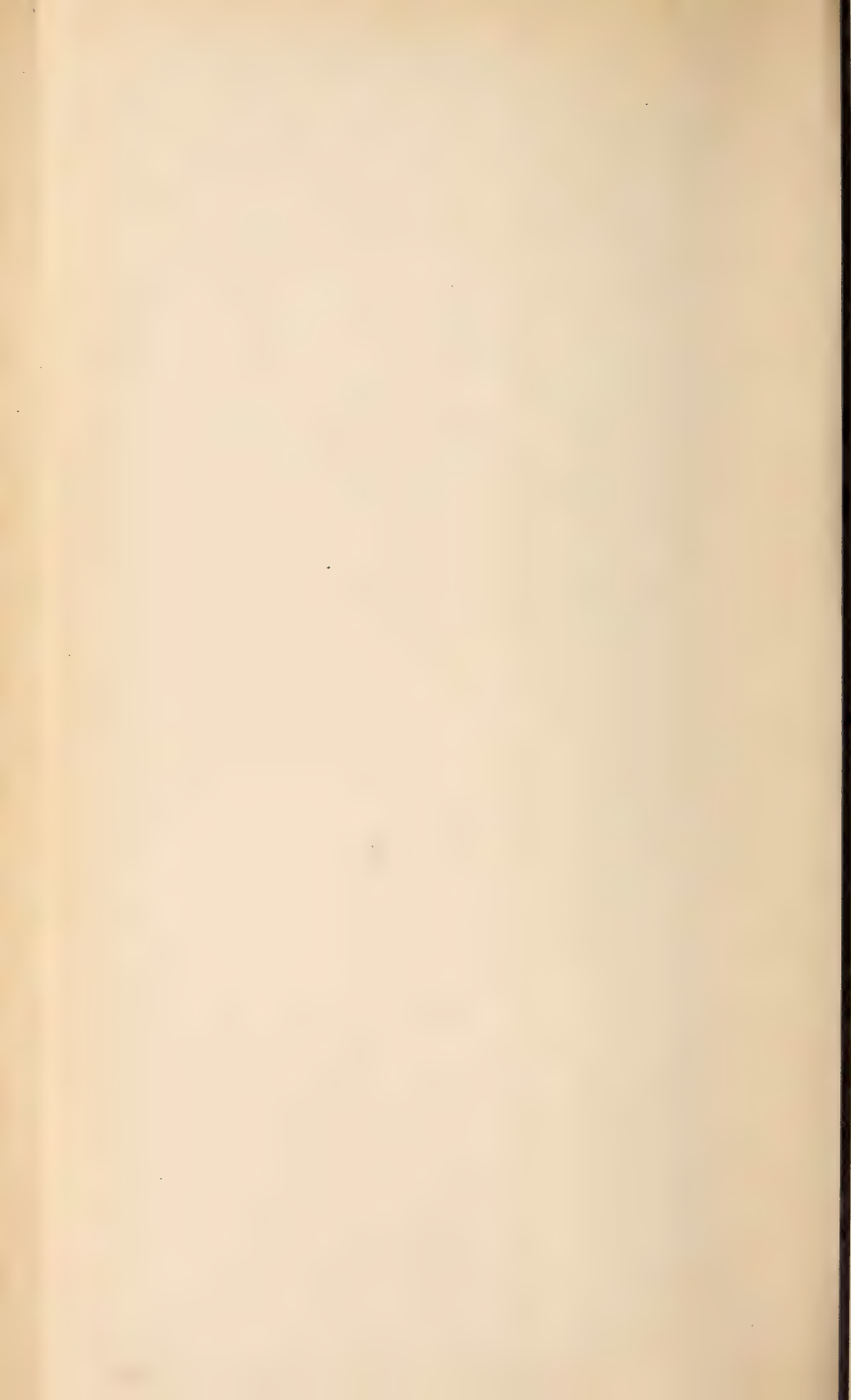


Fig. 21. TF Fig. 22.

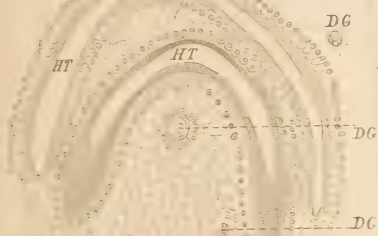


Fig. 16.

m

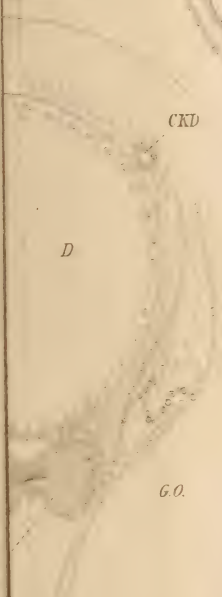


Fig. 28.

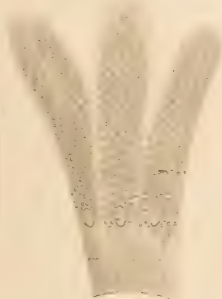


Fig. 20.

G.O.

M

D

L

R

Fig. 27.

Fig. 24.

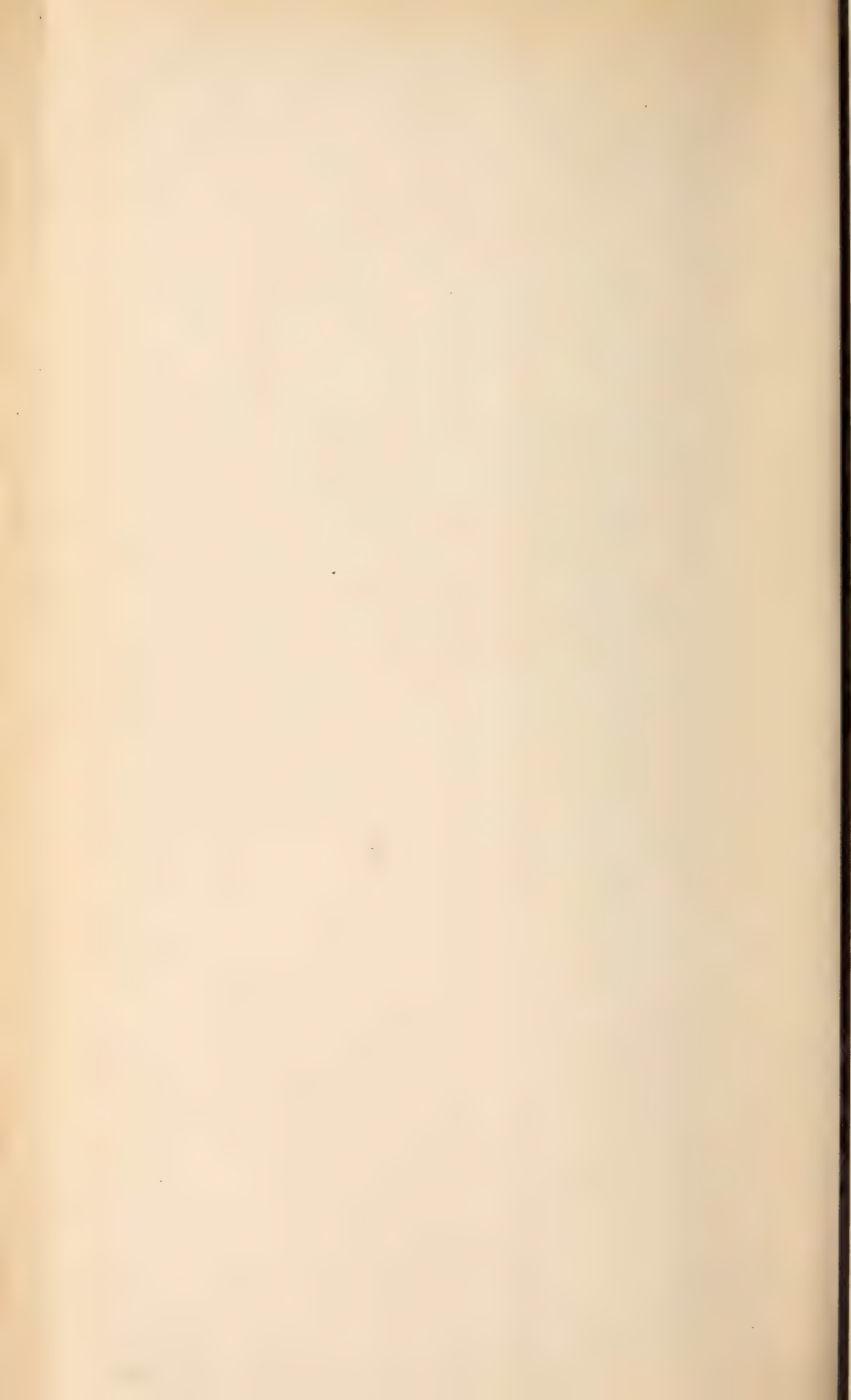
M  
m



HG

AHG H







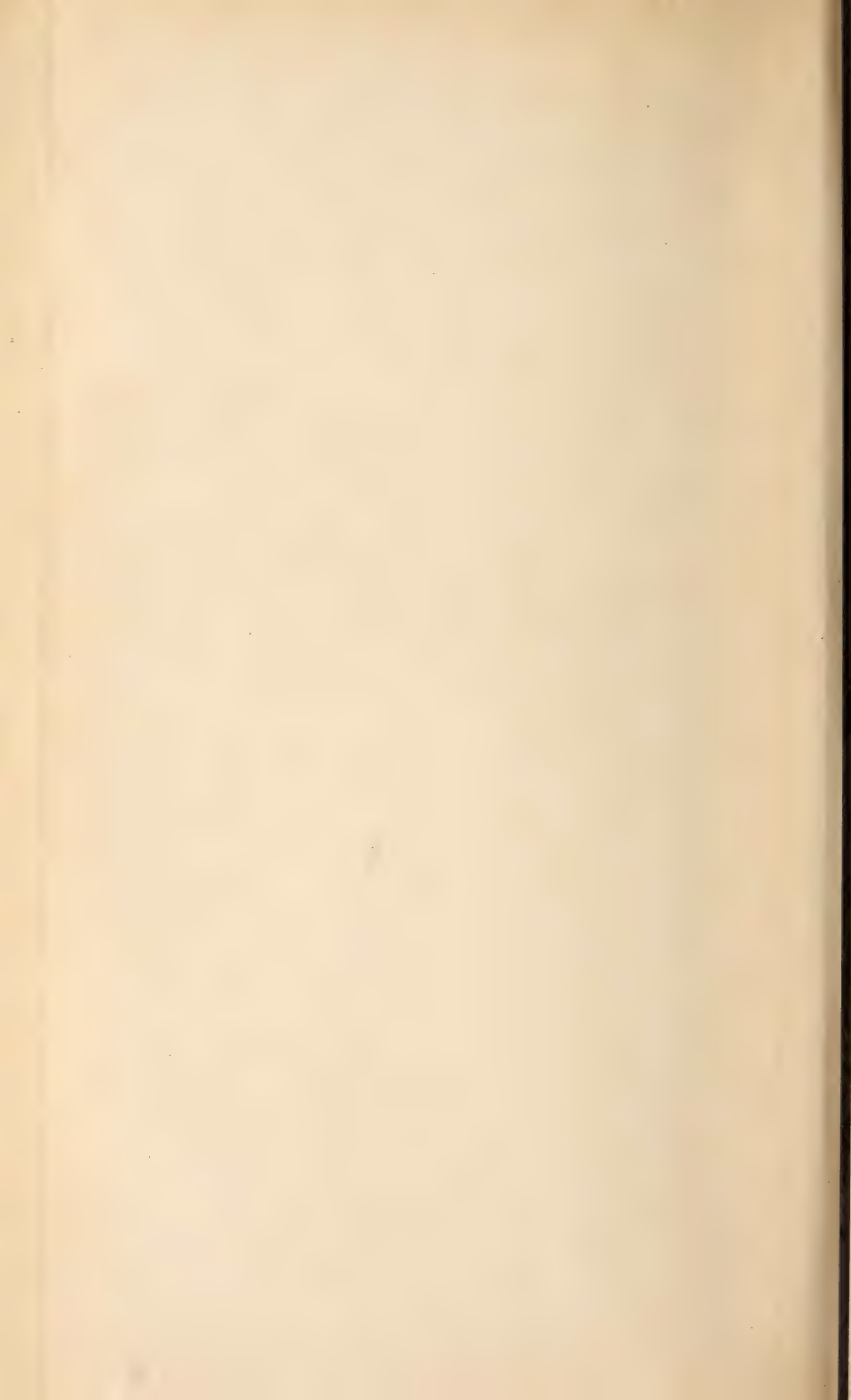




Fig. 46.

Fig. 48.



Fig. 42.

oD.

Fig. 47.

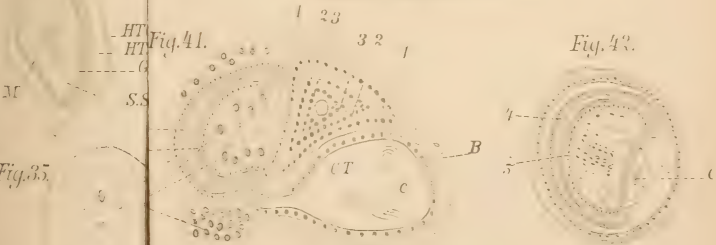


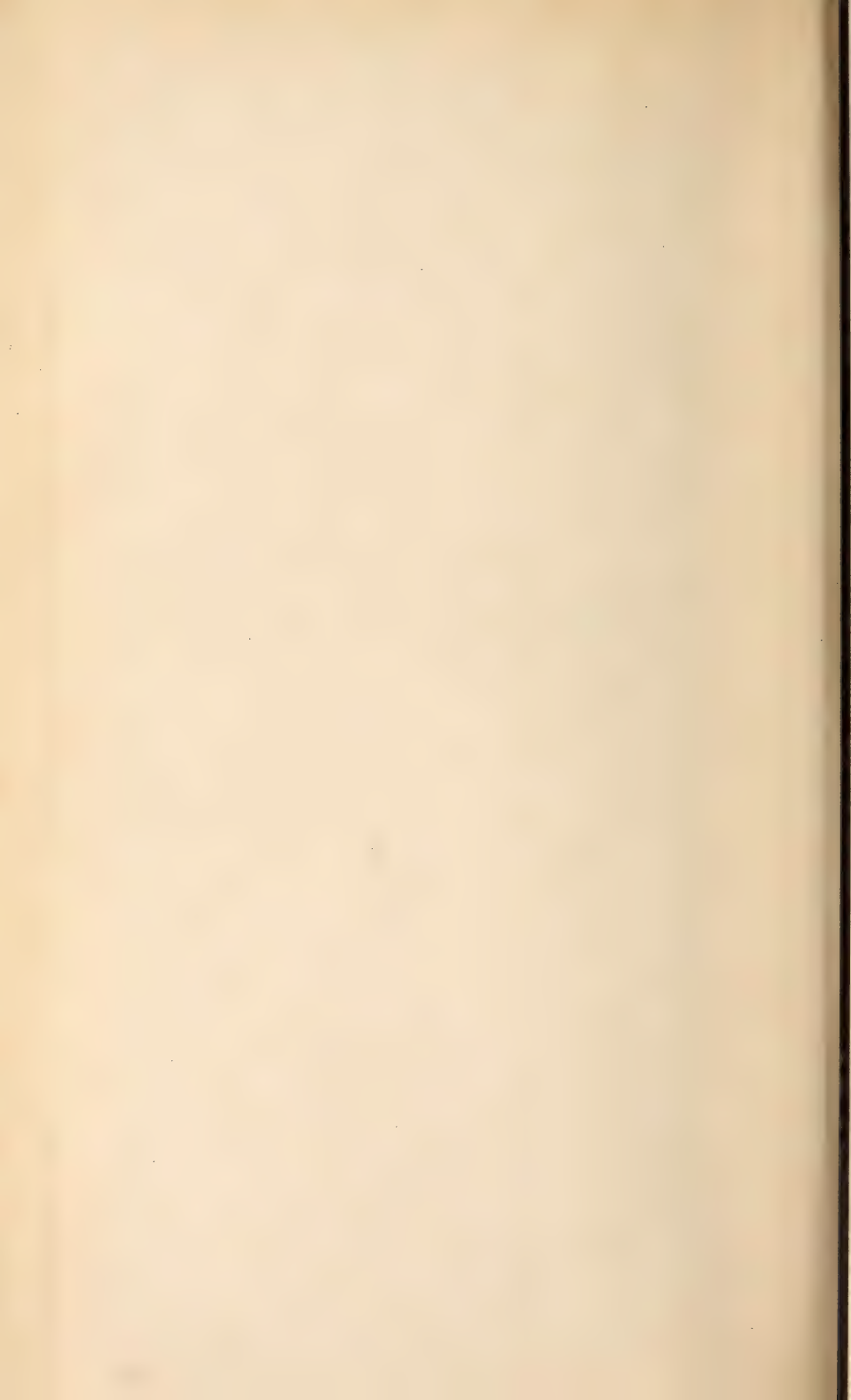
Fig. 34.

Fig. 41.

Fig. 43.

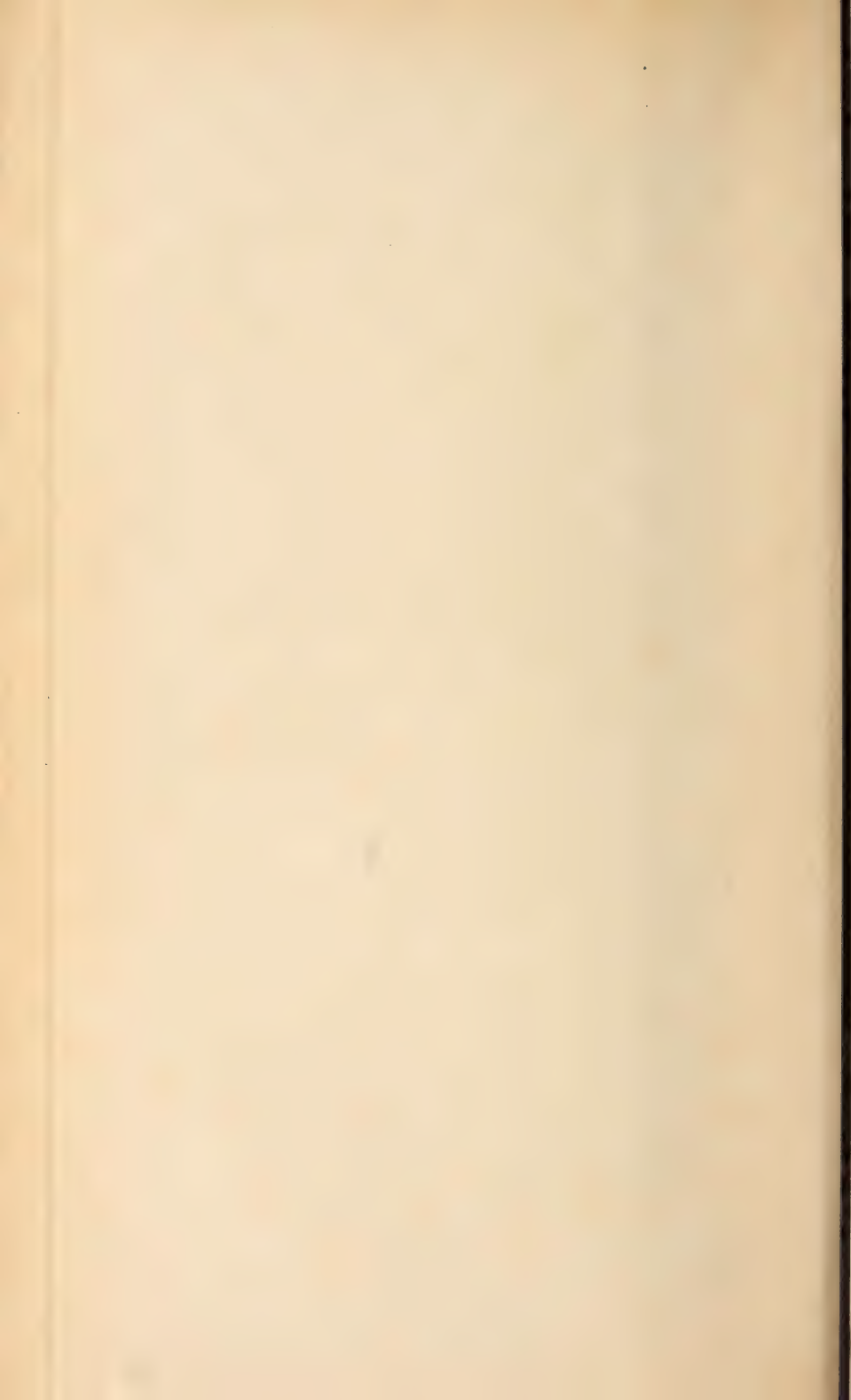
Fig. 35.





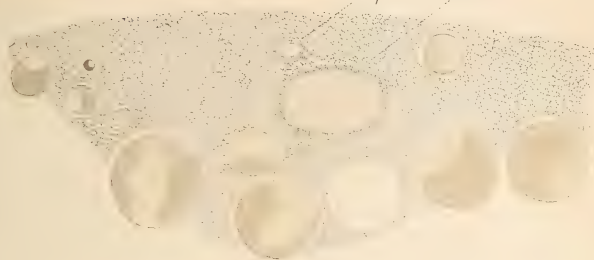






15.

spk eik



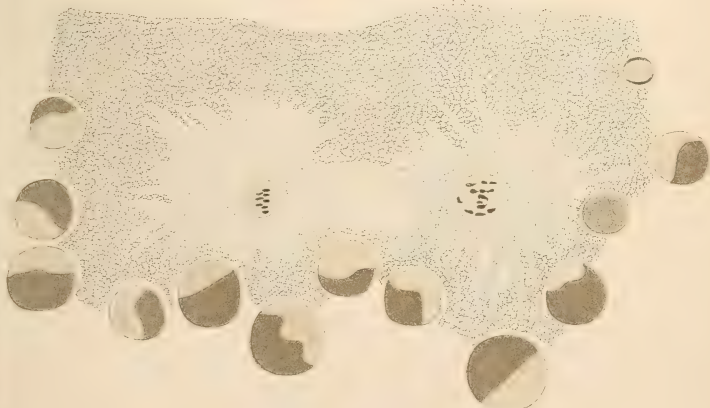
16.

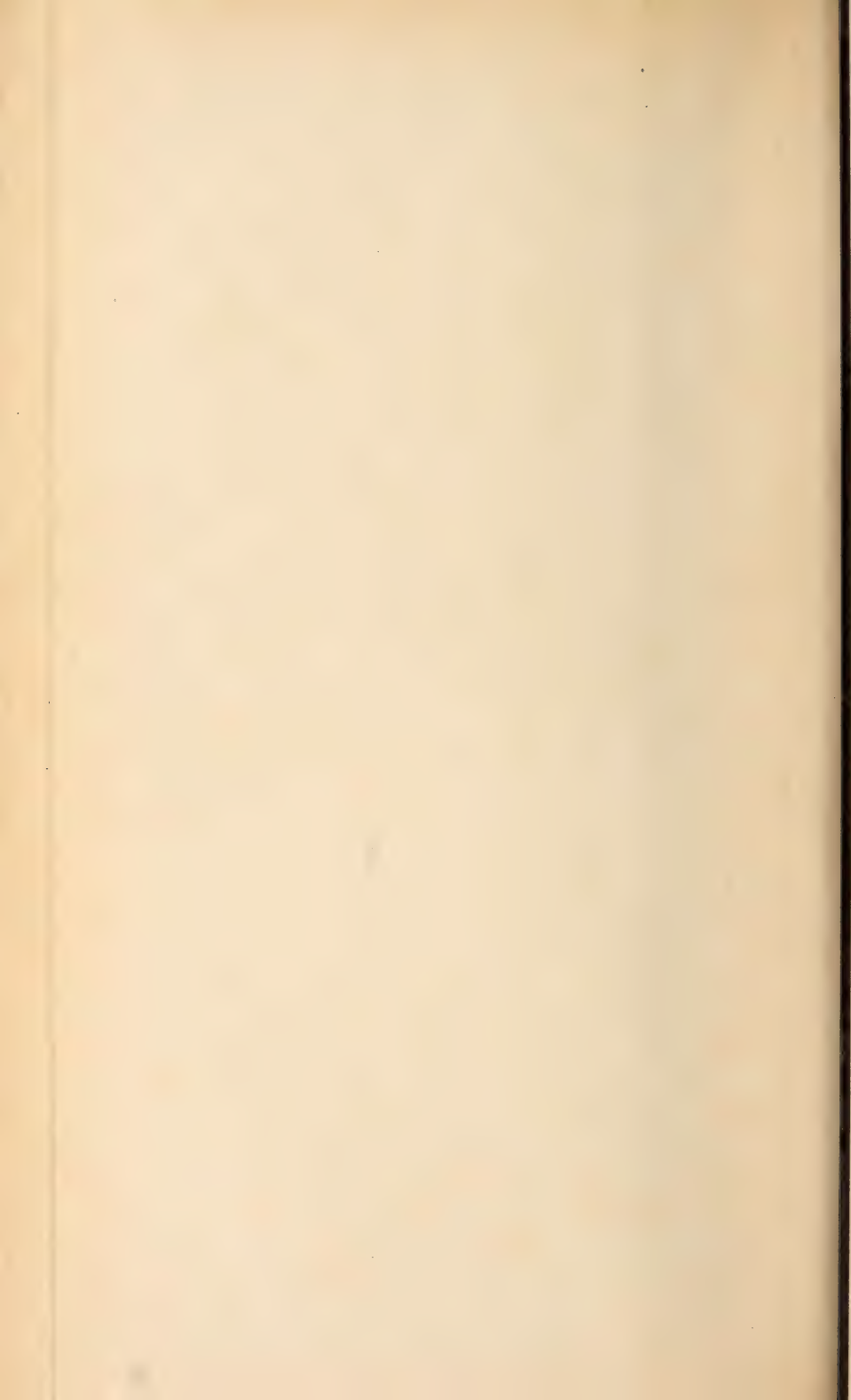


th

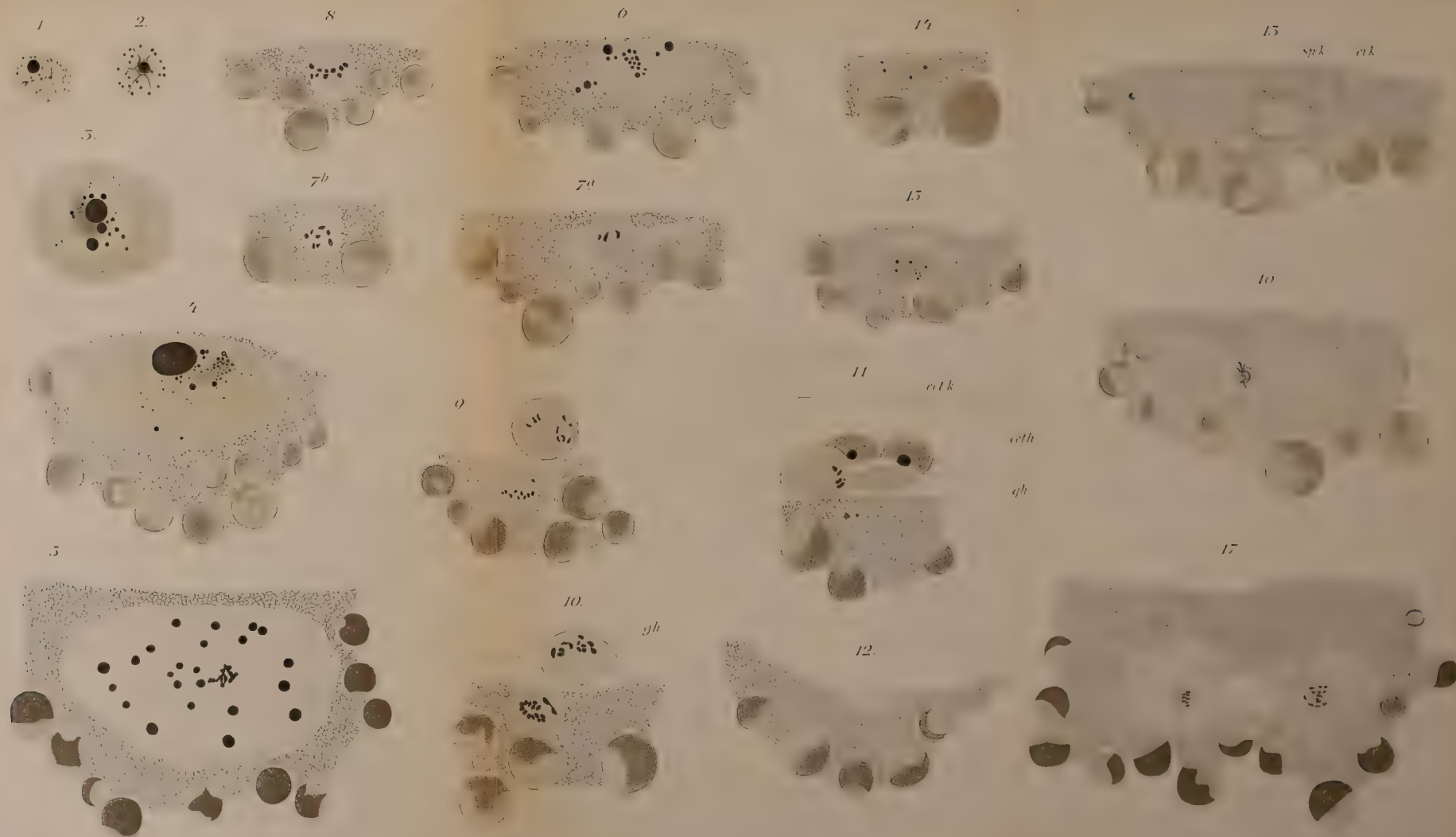
h.

17.







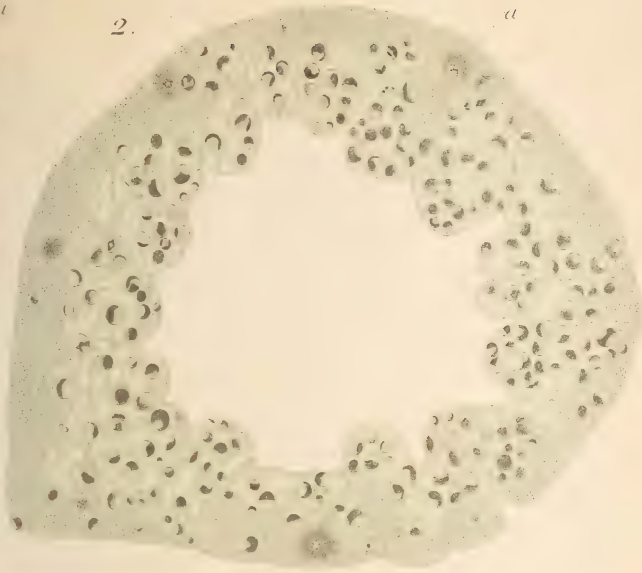




*a*

2.

*a*



5.

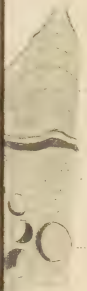


*sch.*

*ih*

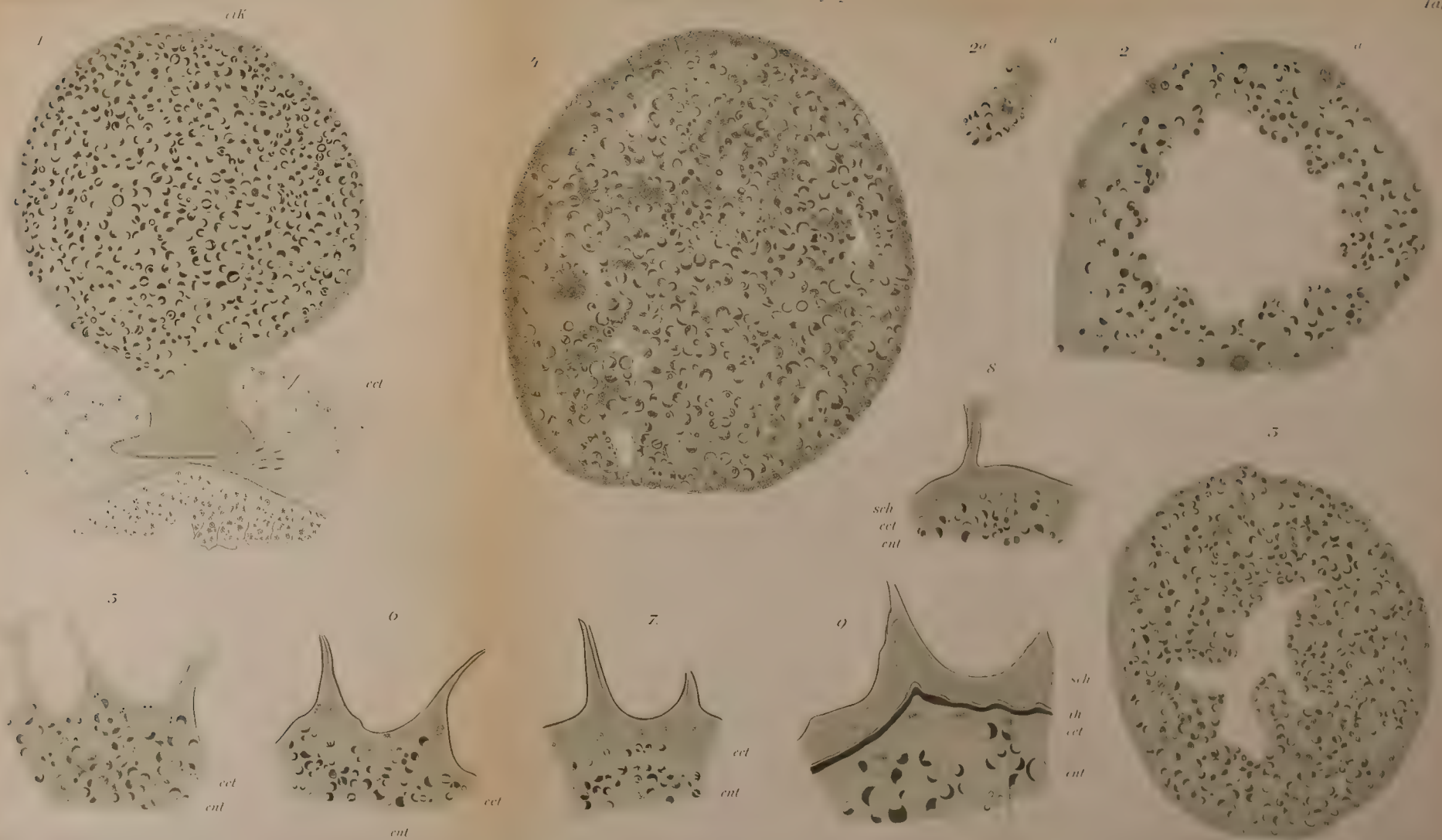
*cet*

*ent*













8.

sch

cet

7.

cet

ent

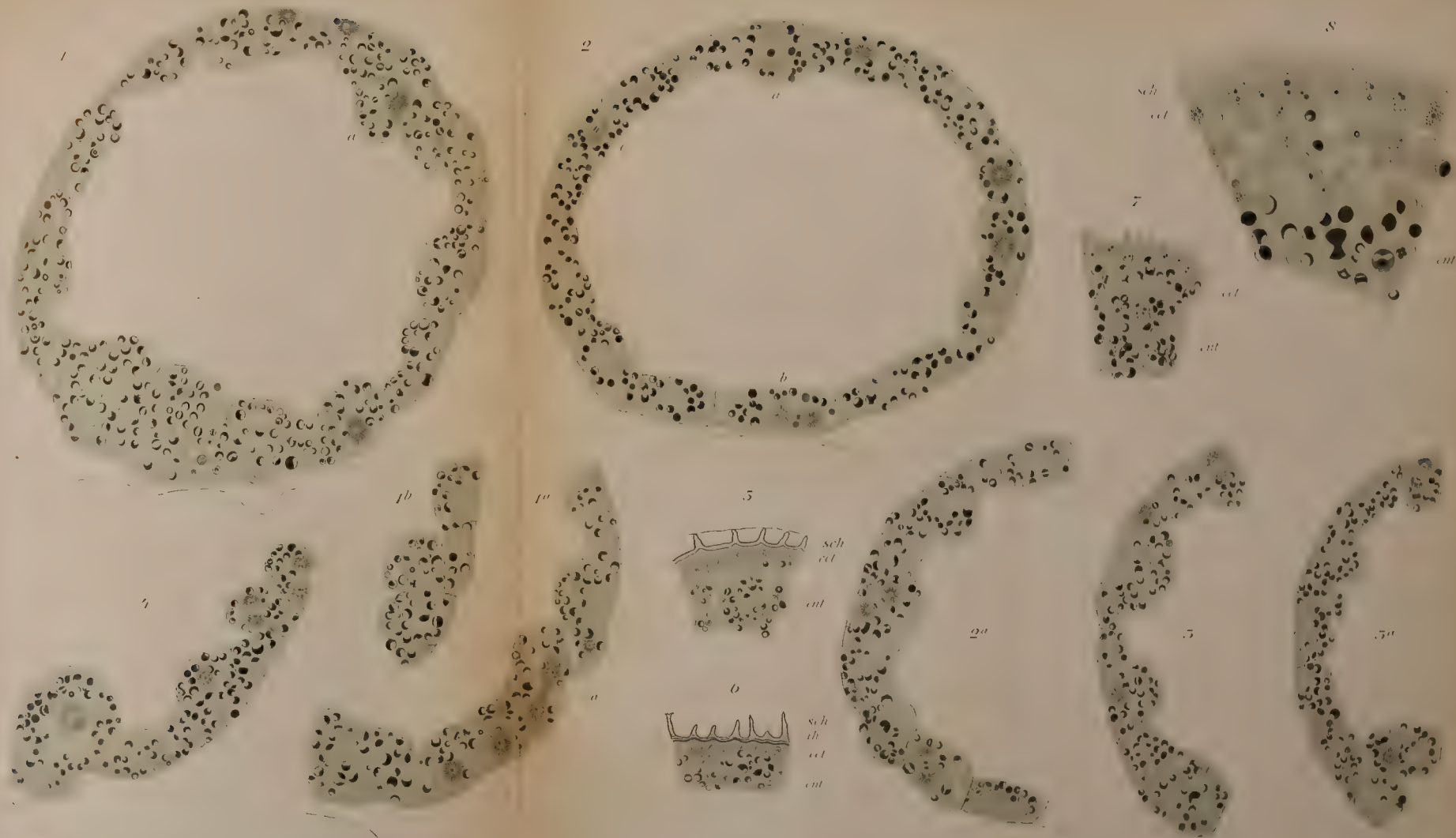
ent

5.

5a









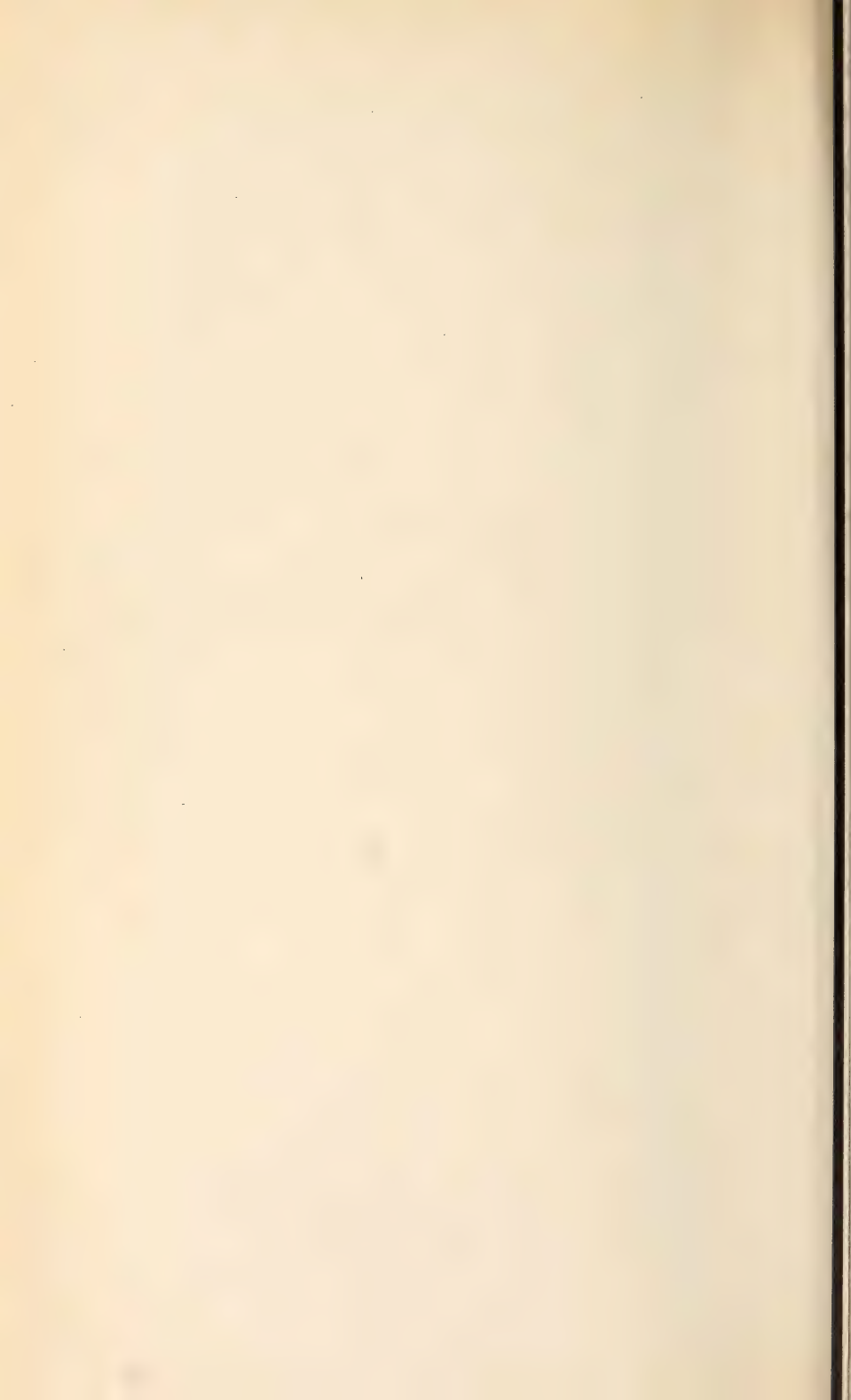


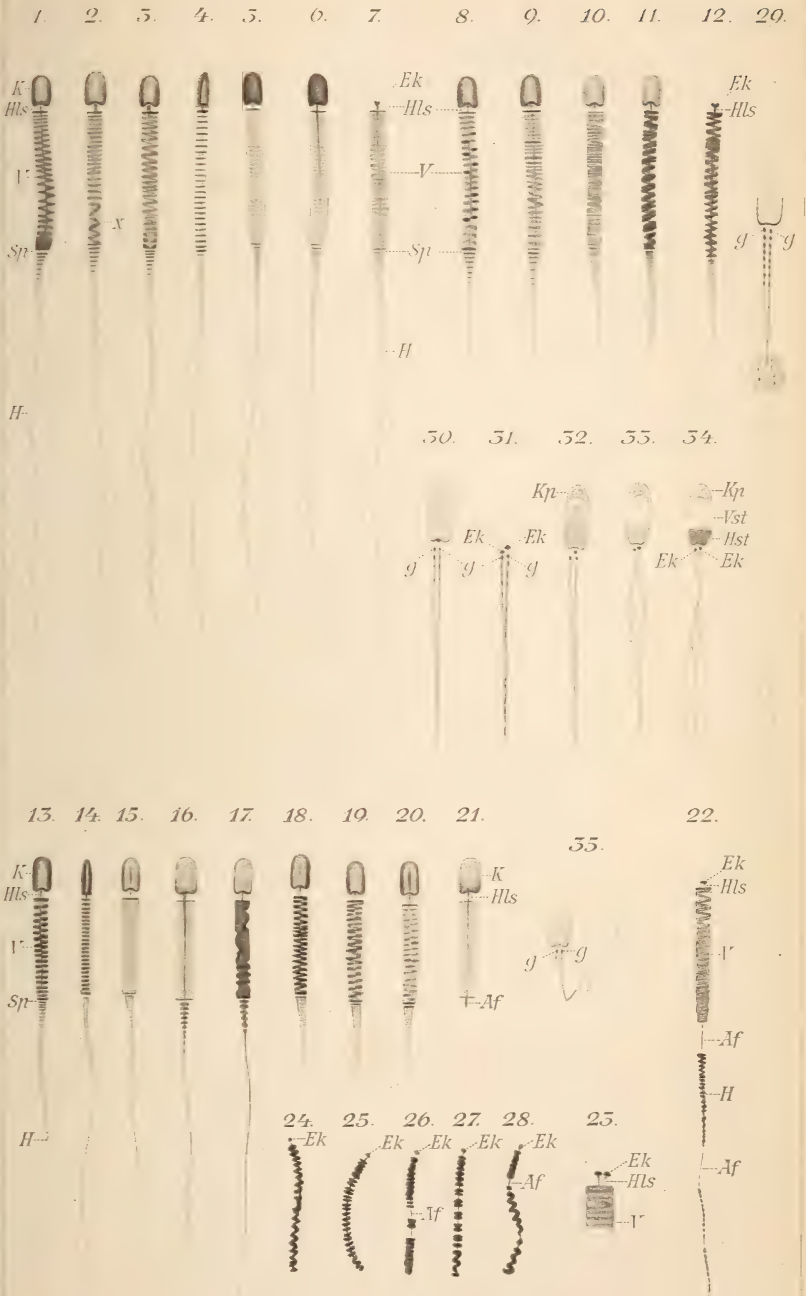
1.





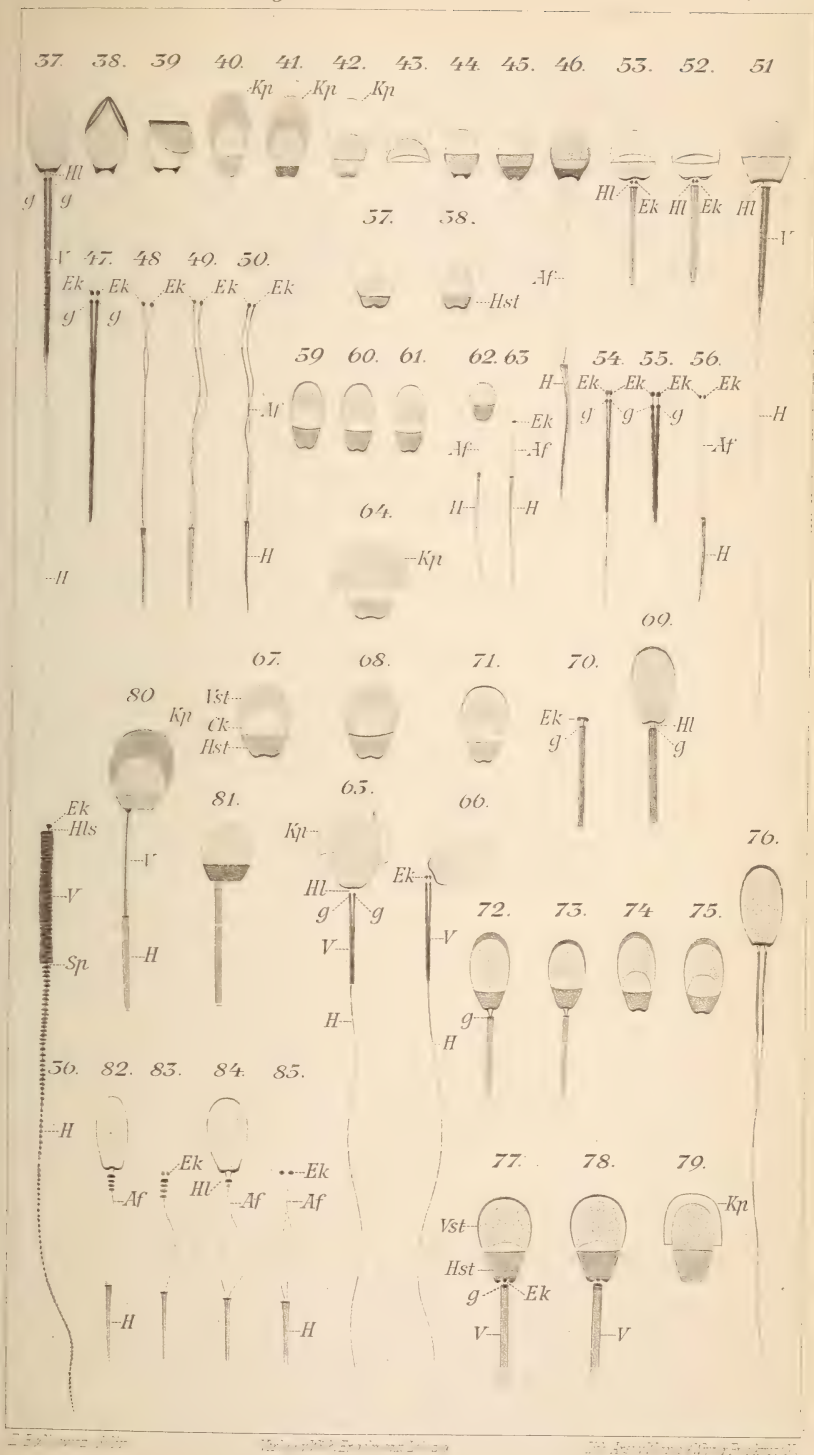












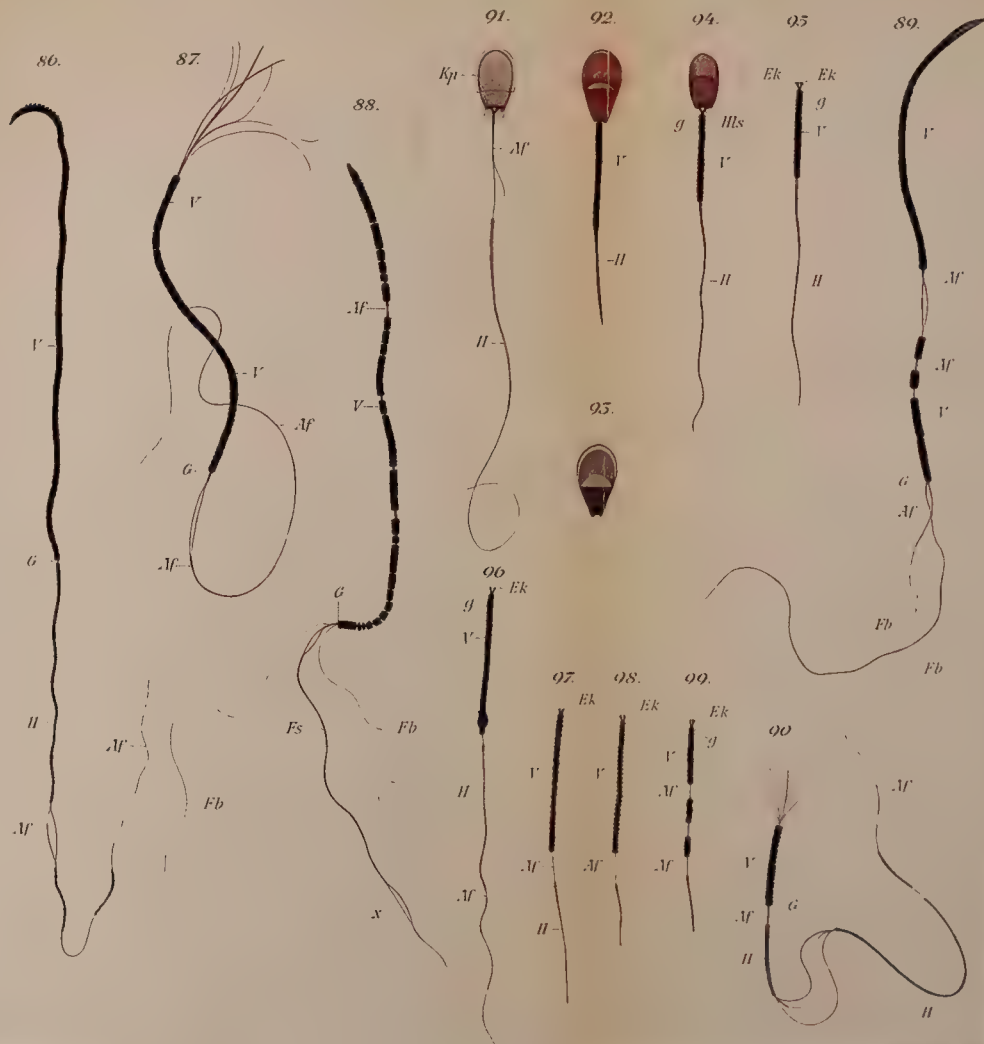




86.







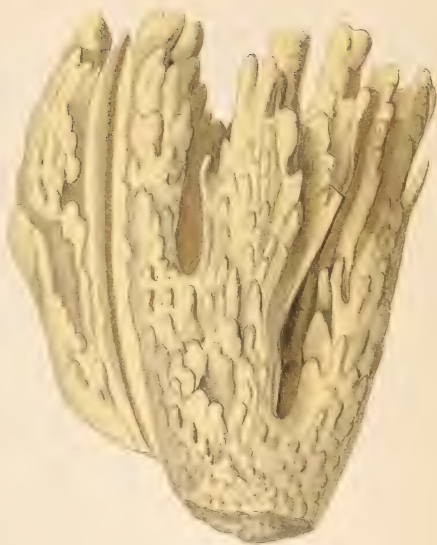




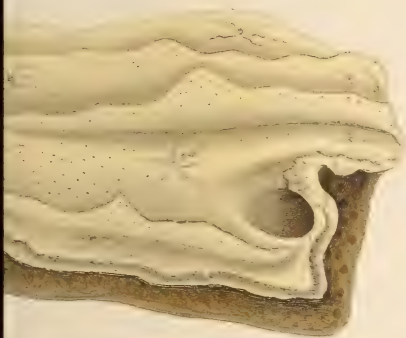
12.



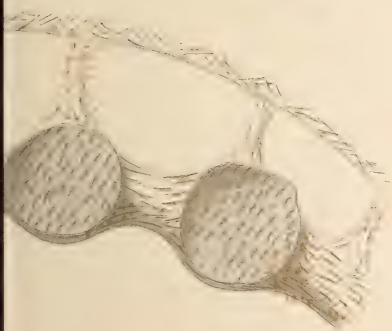
11.



9.



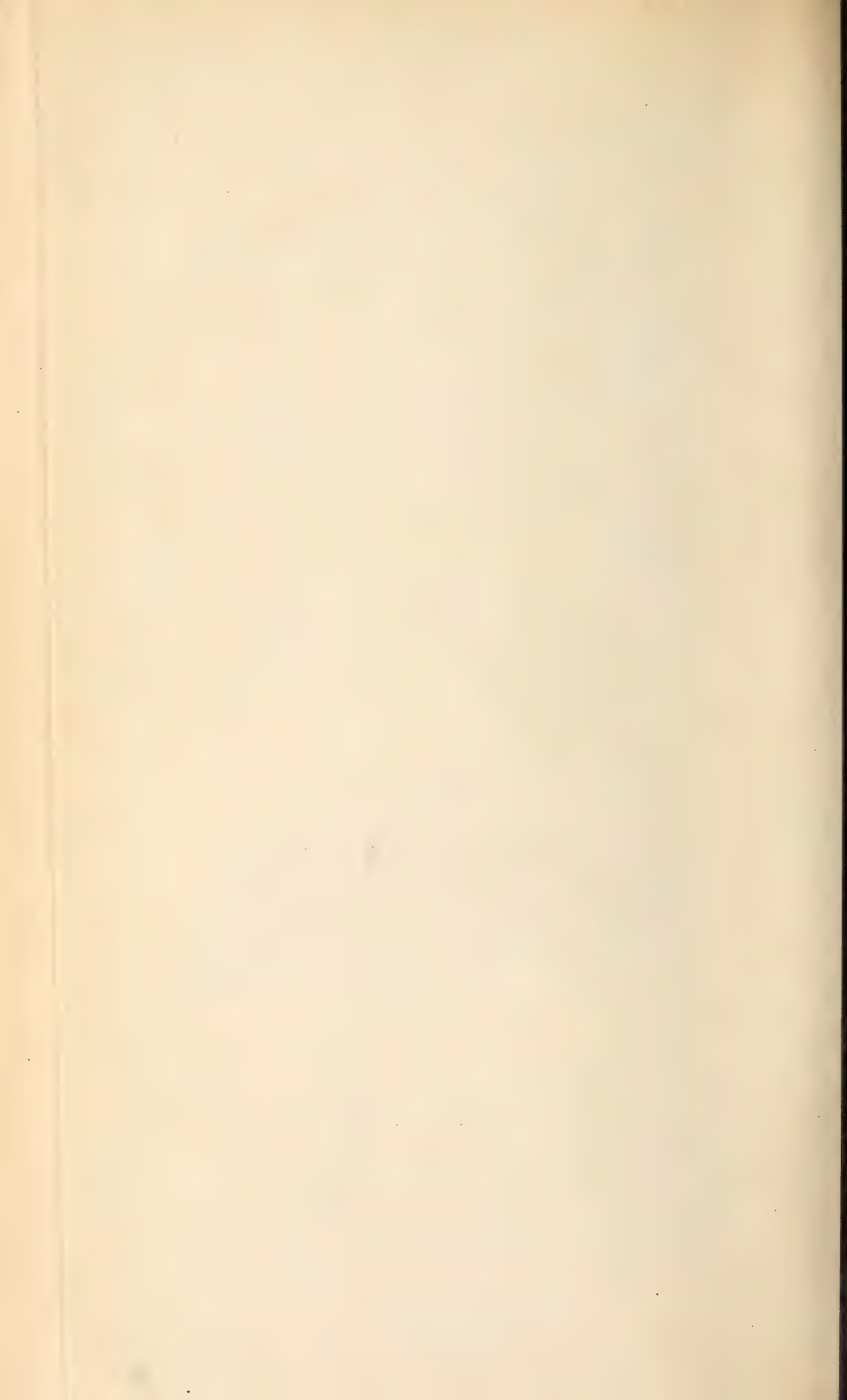
10.

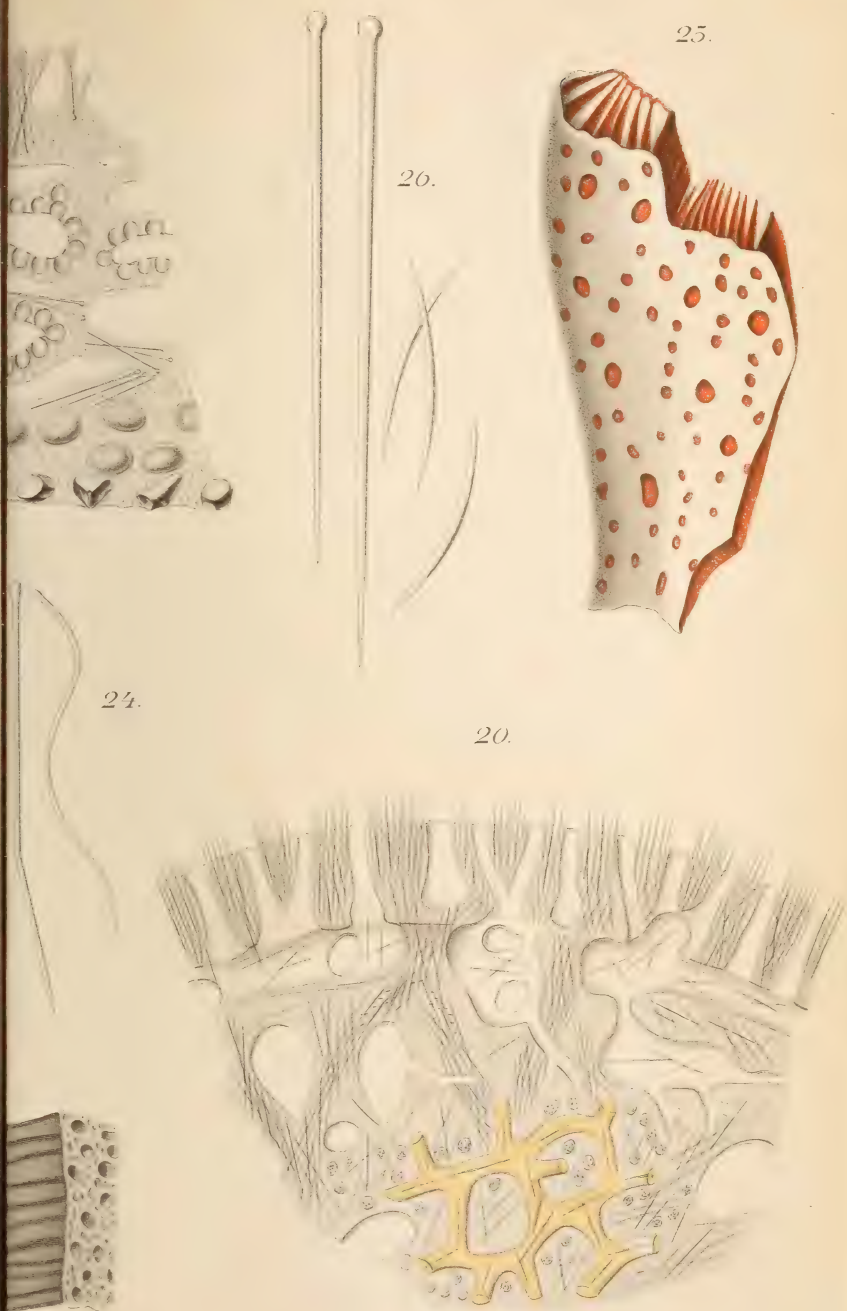






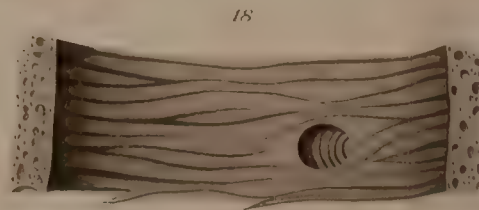
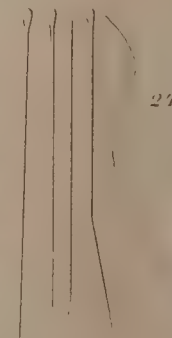
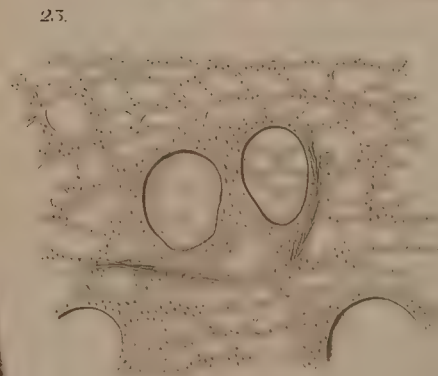
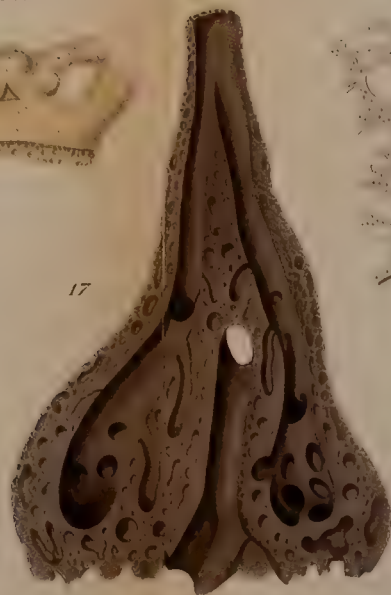
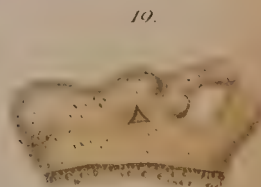
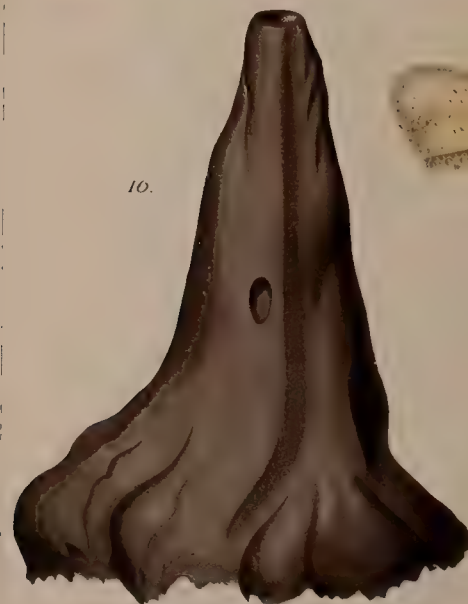
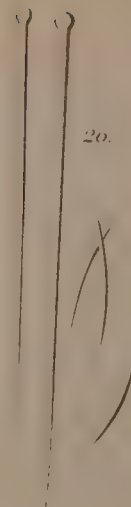
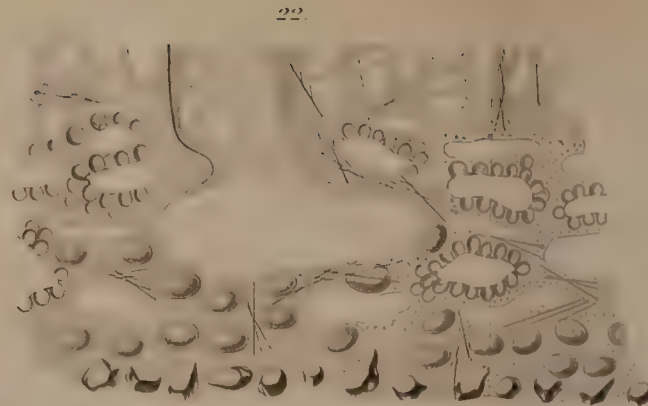
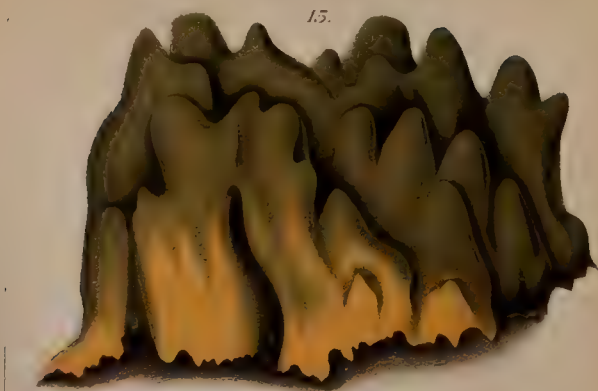












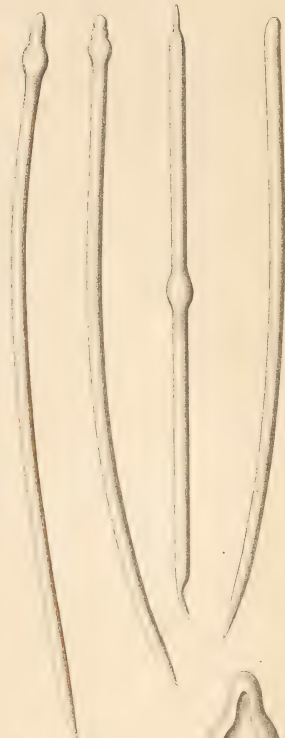




57.



59.



58.



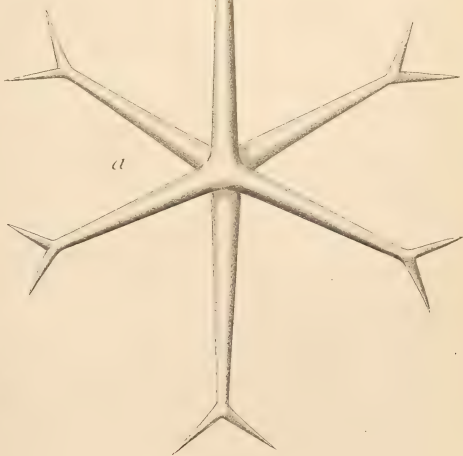
54.



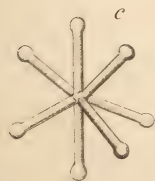
40.



56.



b



c

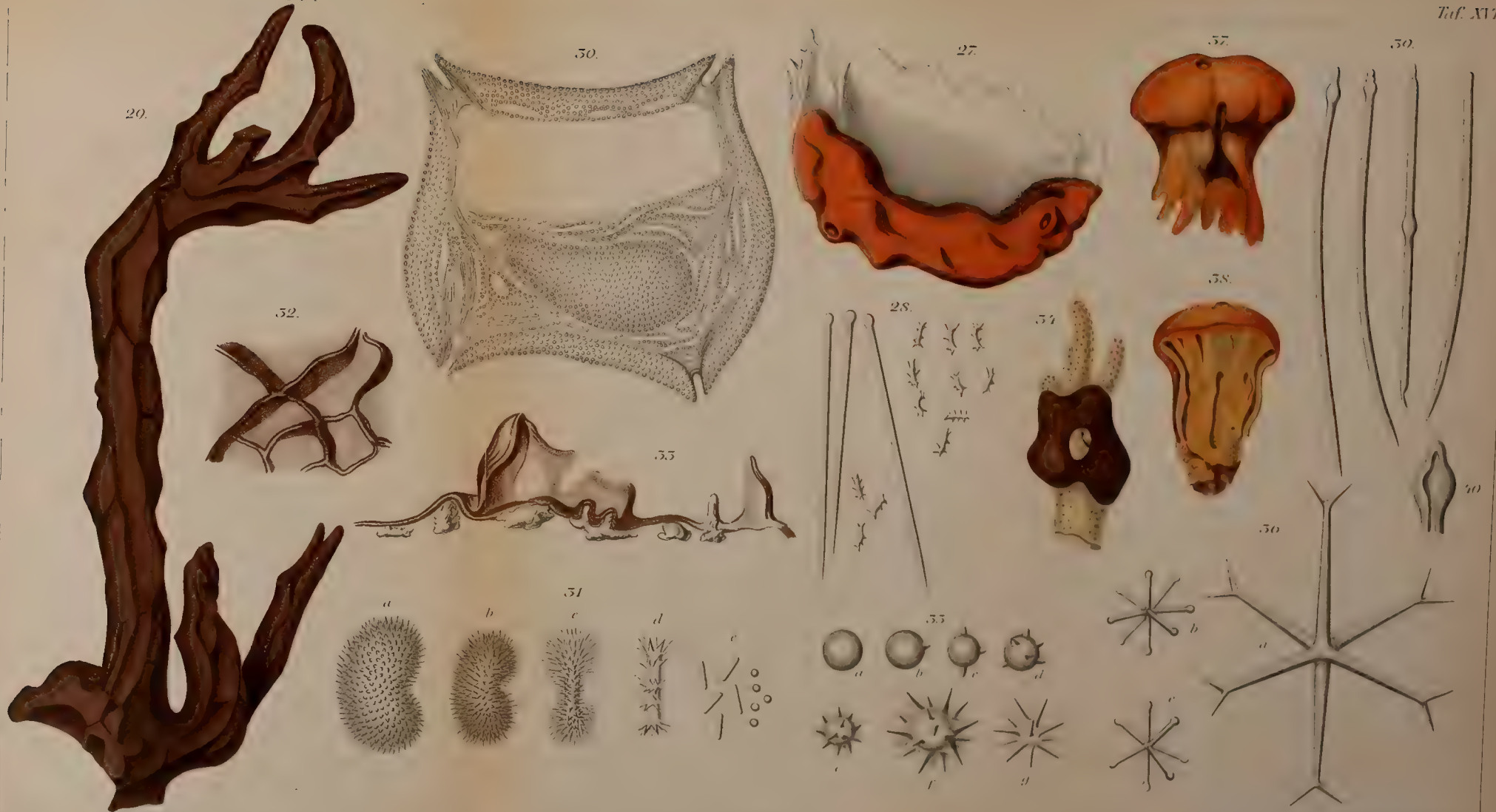
d



g











49.

51.



55.



52.







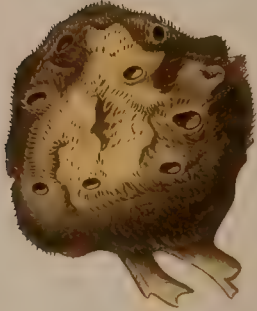
43.



44.



41.



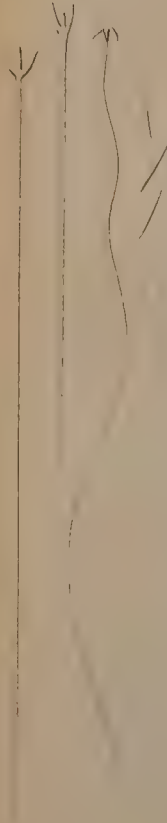
46.



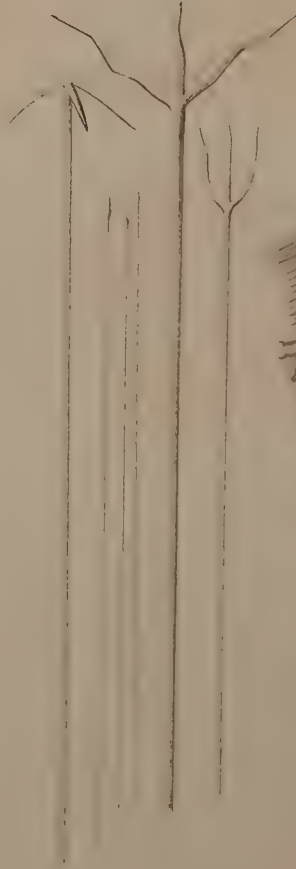
42.



45.



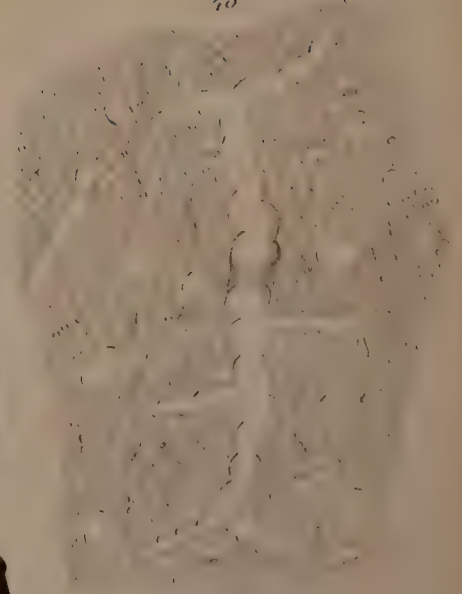
47.



50.



40.



51.



55.



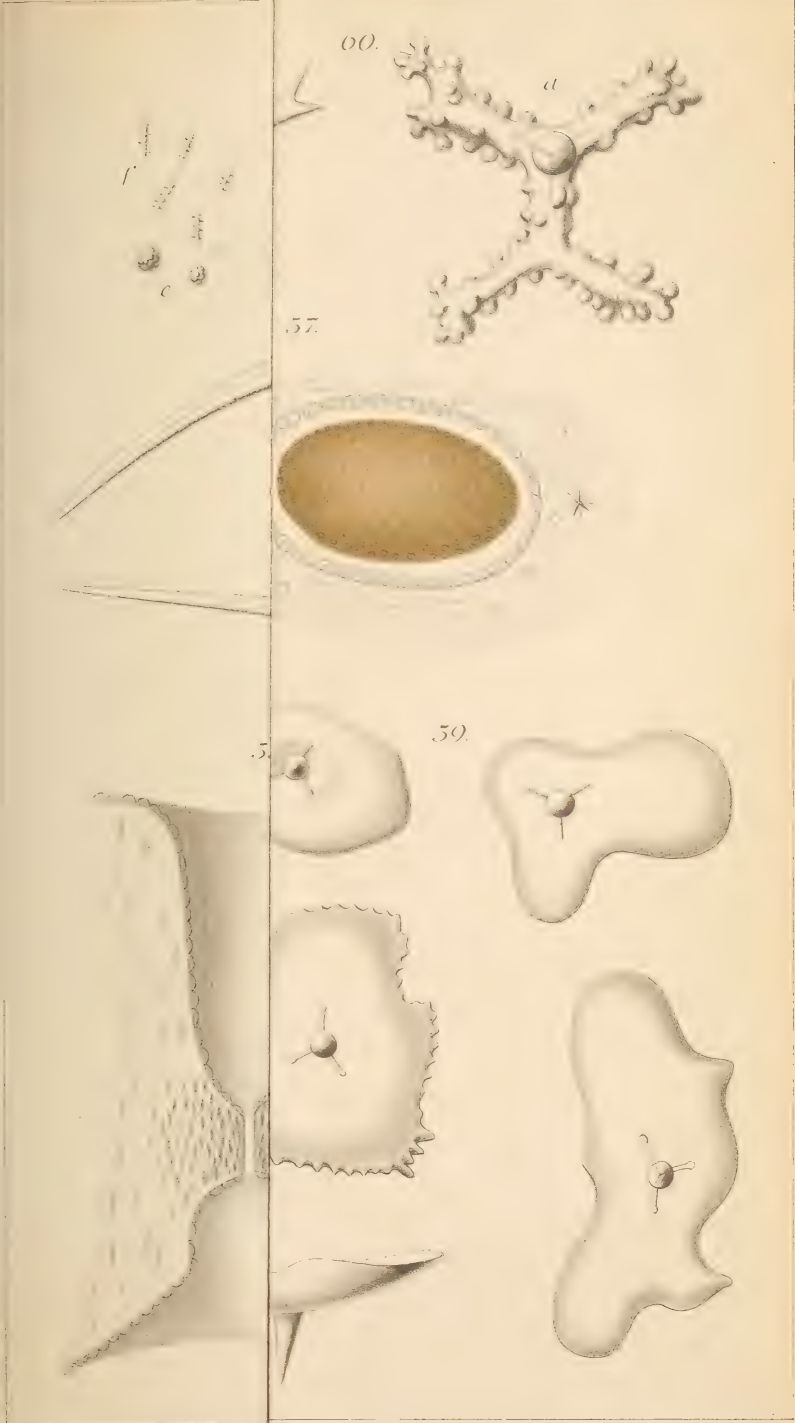
48.



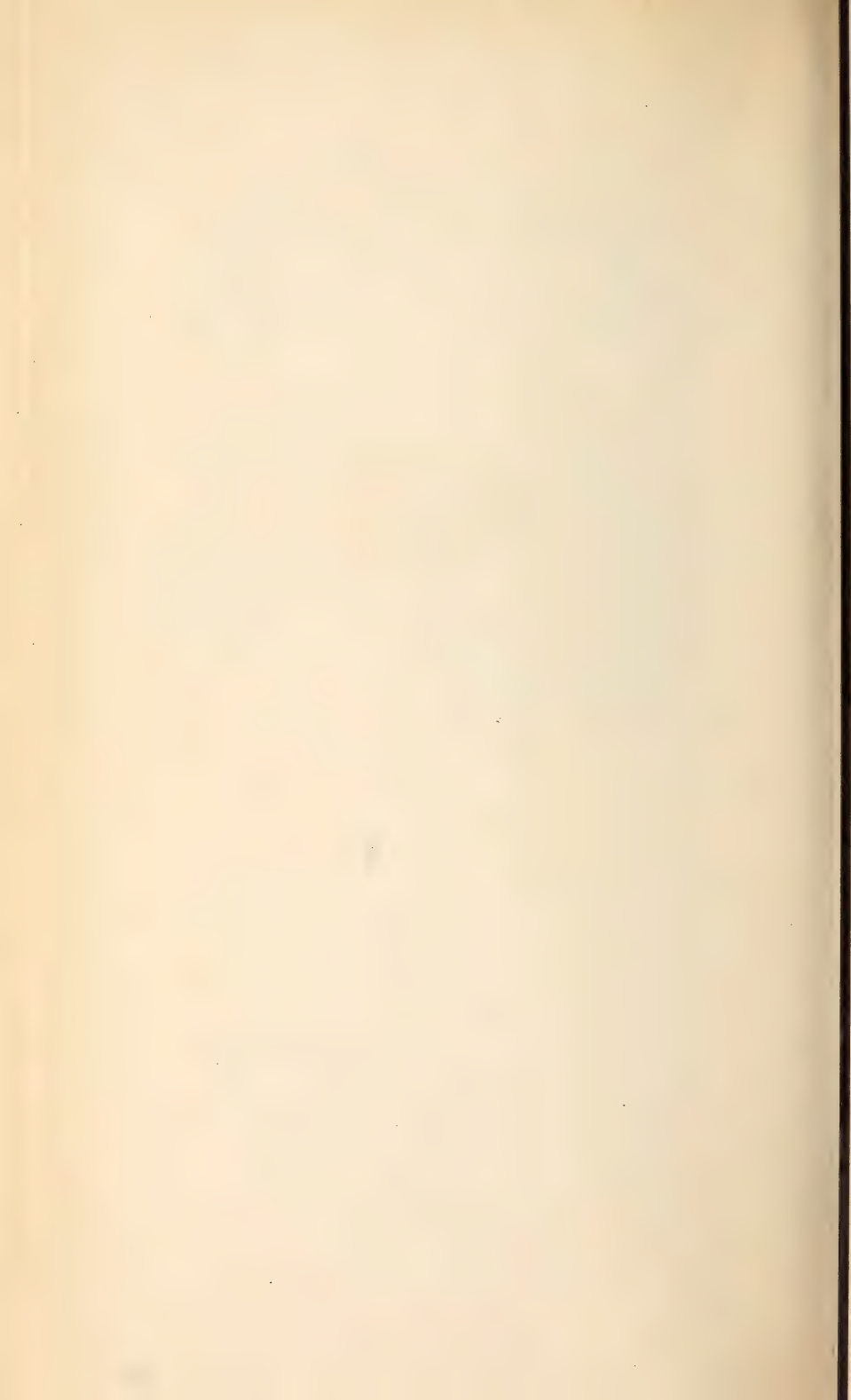
52.

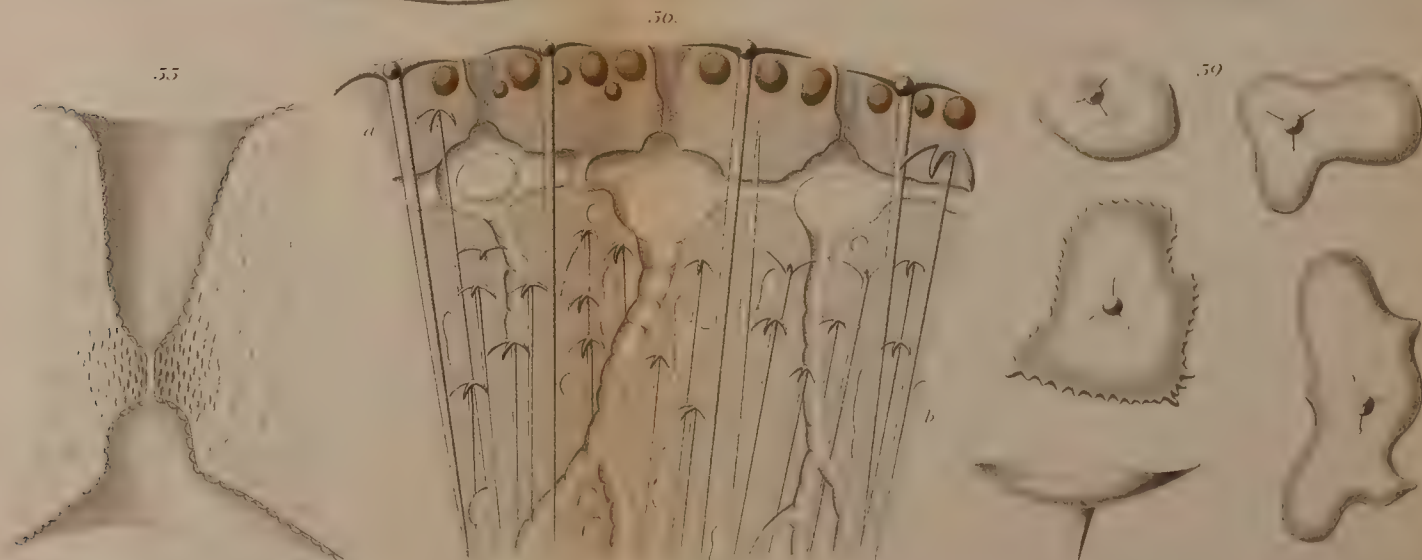
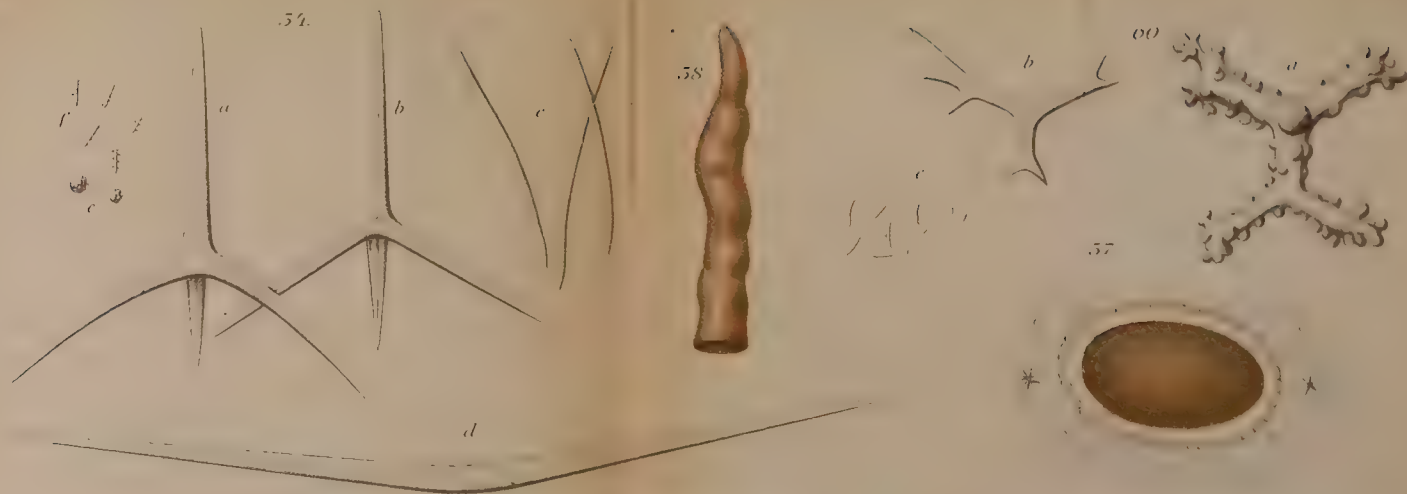












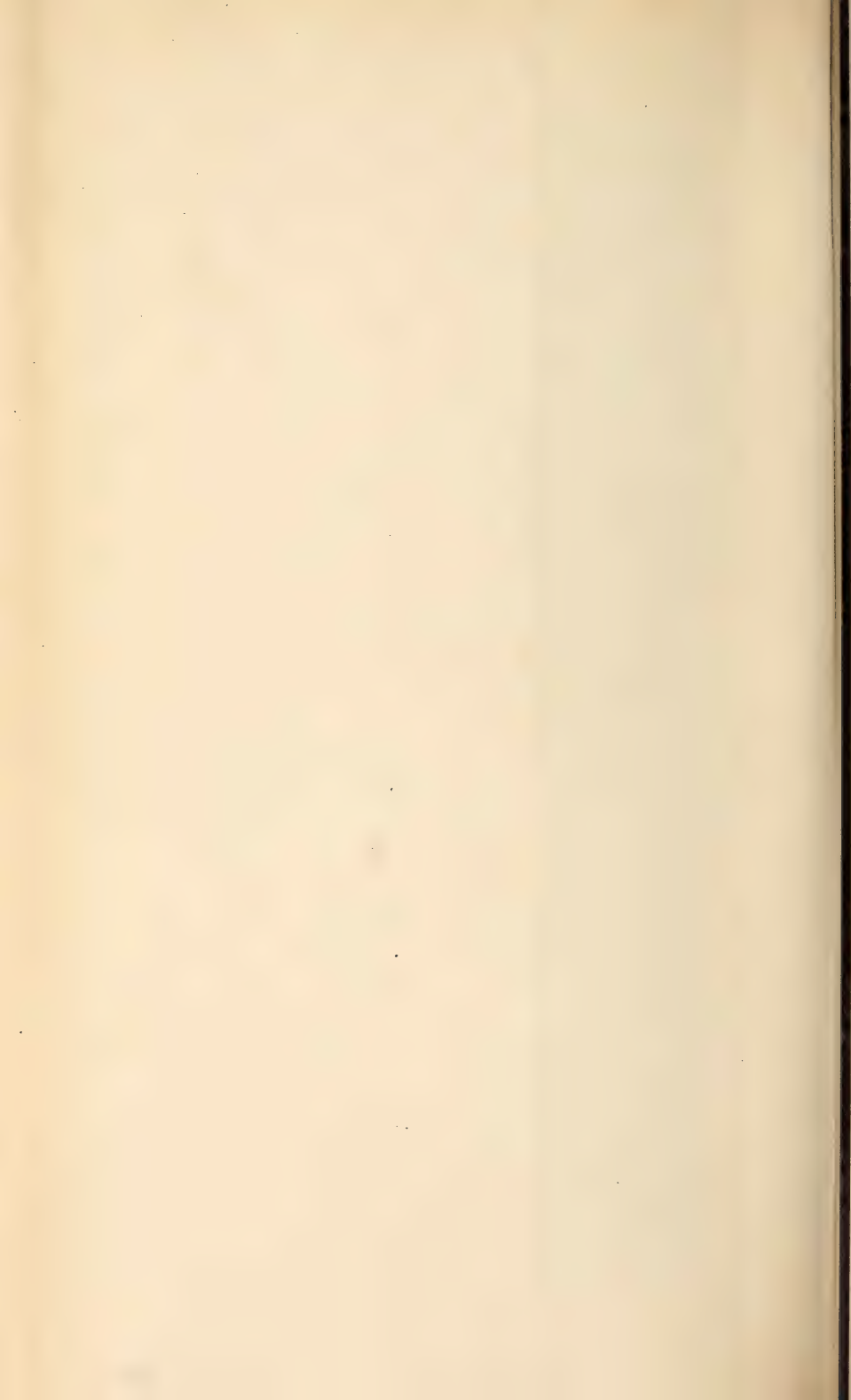




Fig. 3

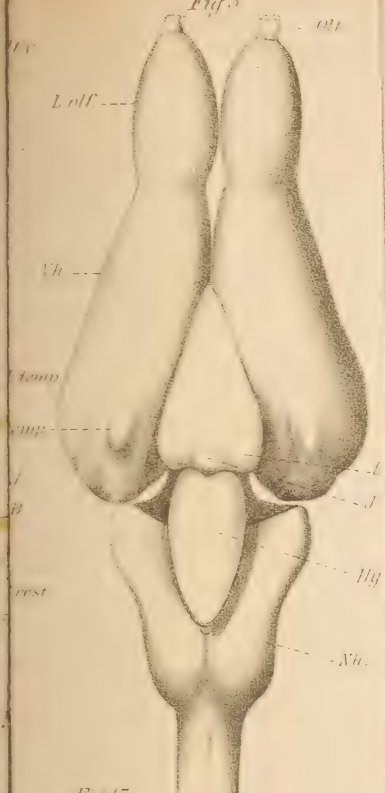
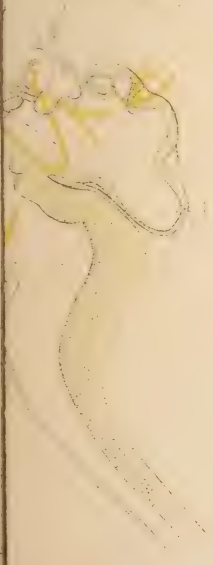


Fig. 17.

Pl. chlor. sup. <sup>Com. sup.</sup> Cc. <sup>Com. a</sup>

LI  
Ssr  
Cho  
I  
Hu  
B.

Fig.



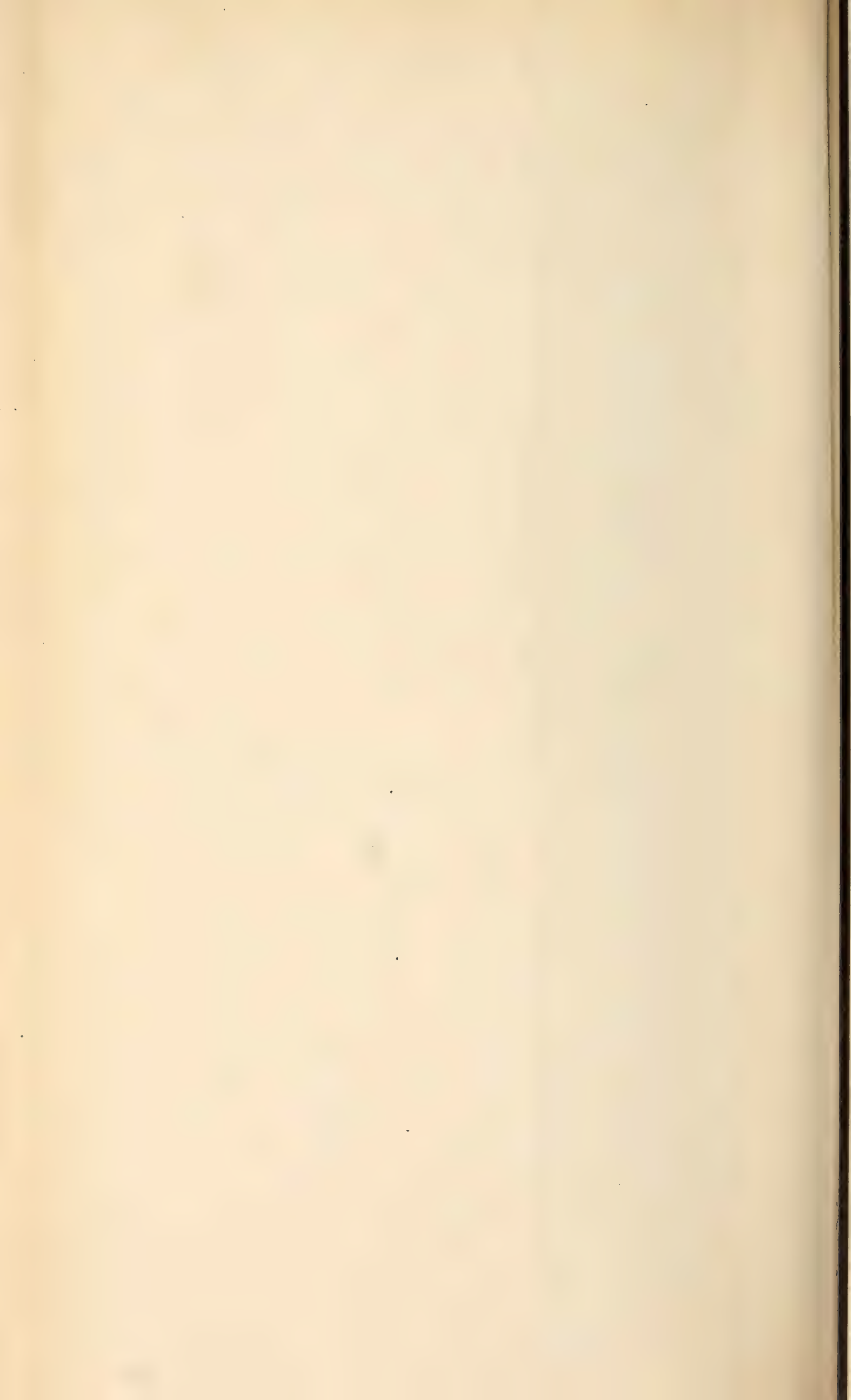


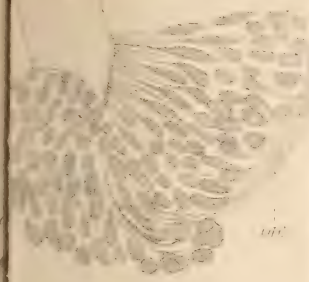






Fig. 24

sch. fisch.



sch.

Mts

Fig. 36

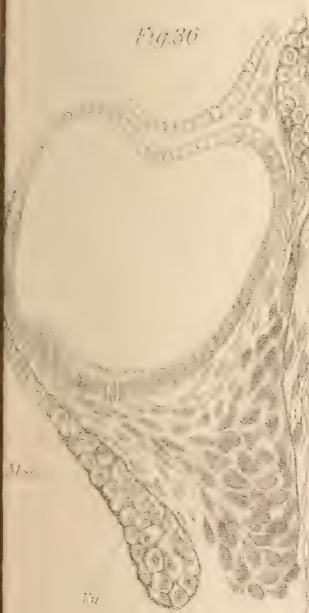
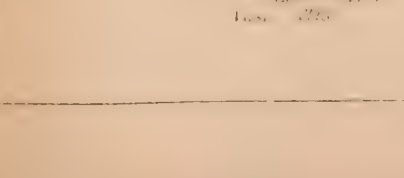
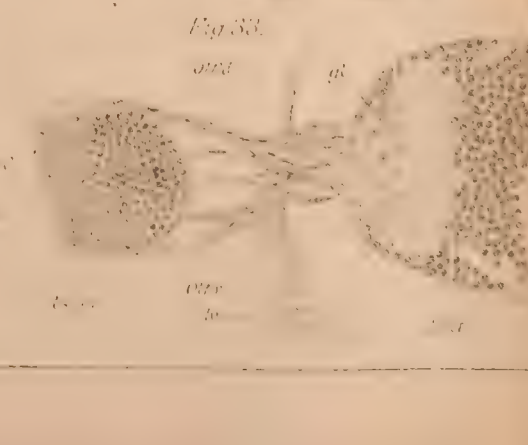
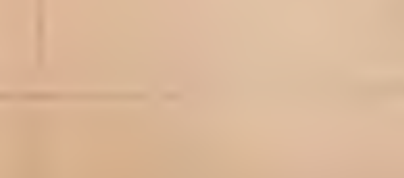
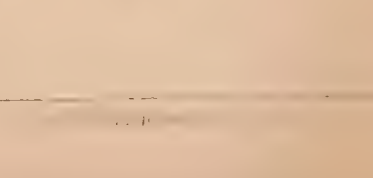
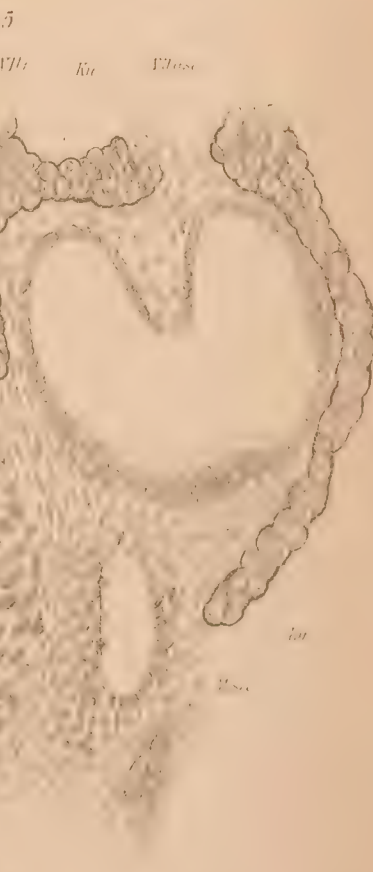
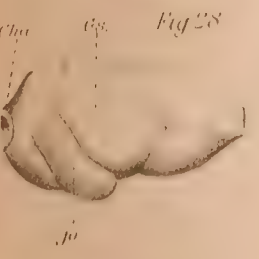
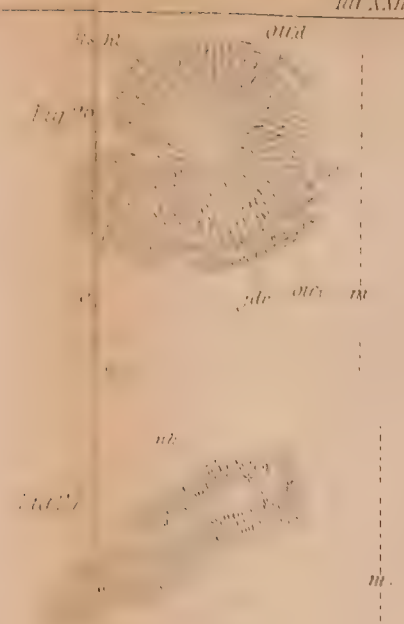
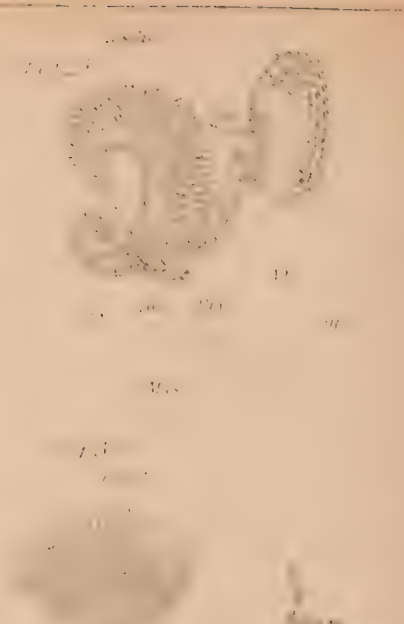
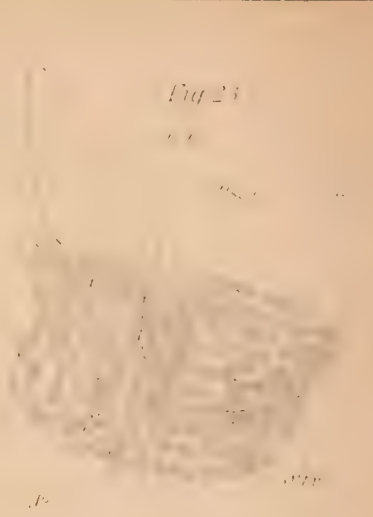
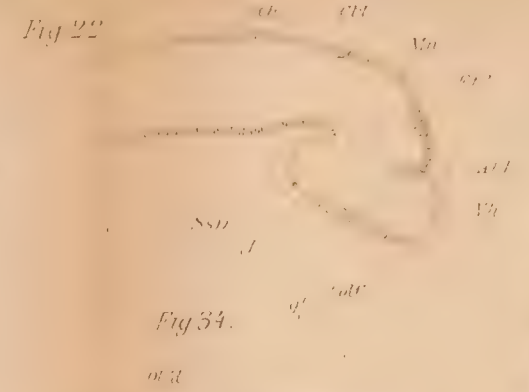
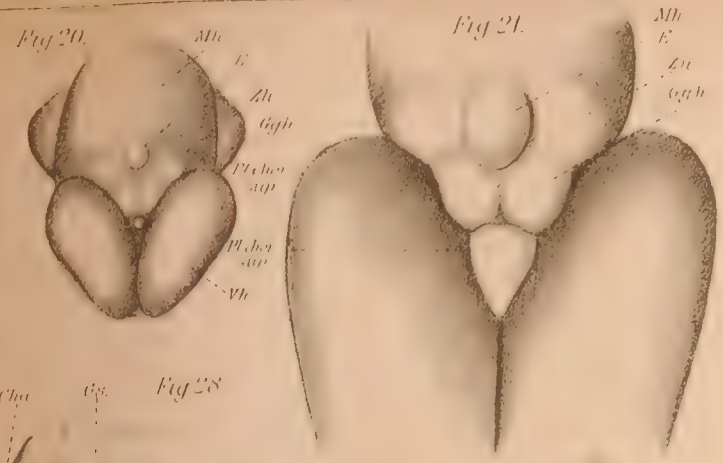


Fig. 36













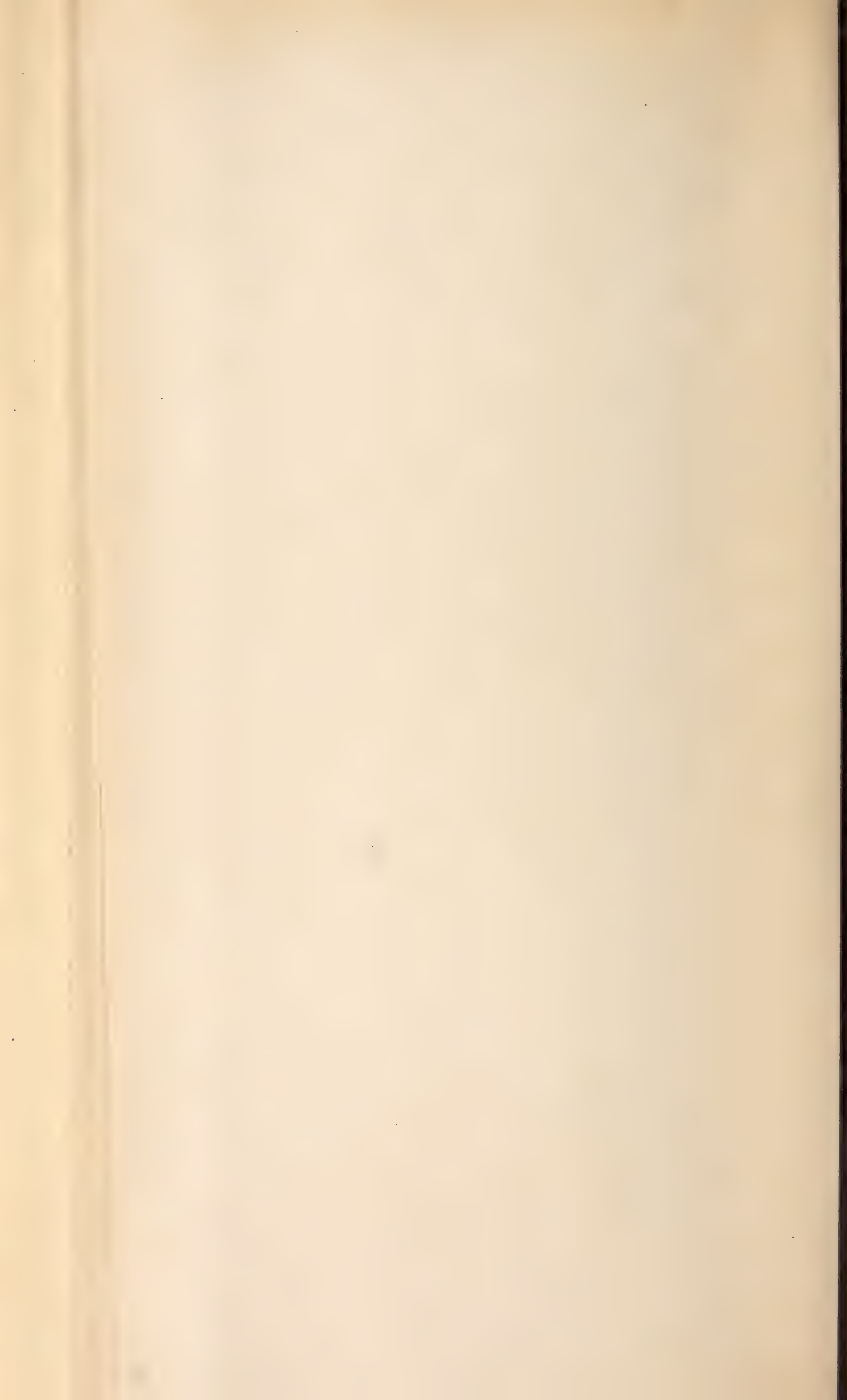


Fig. 1. (12x)

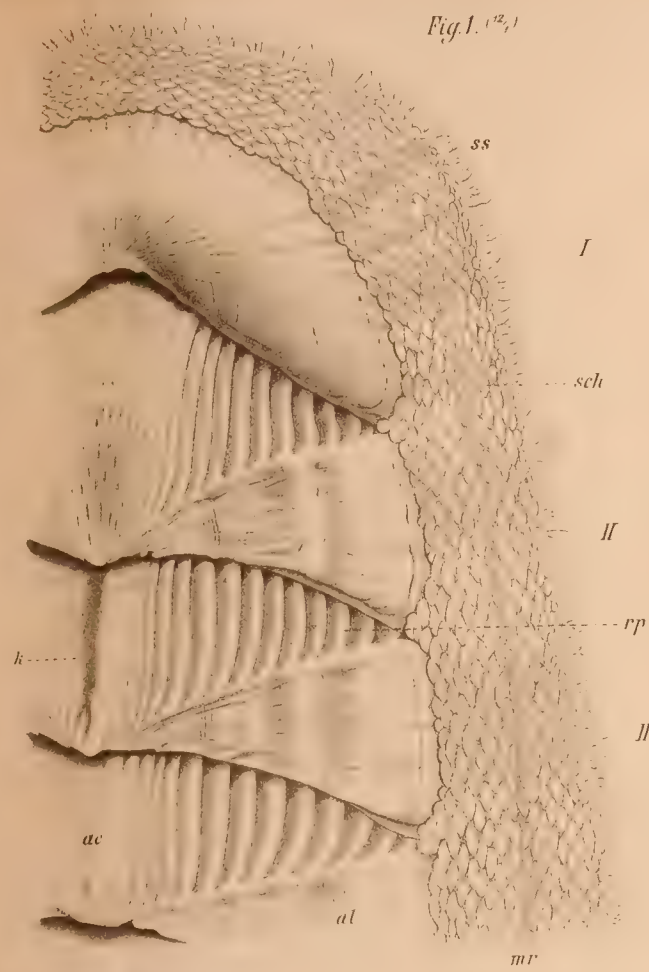


Fig. 1a (10x)

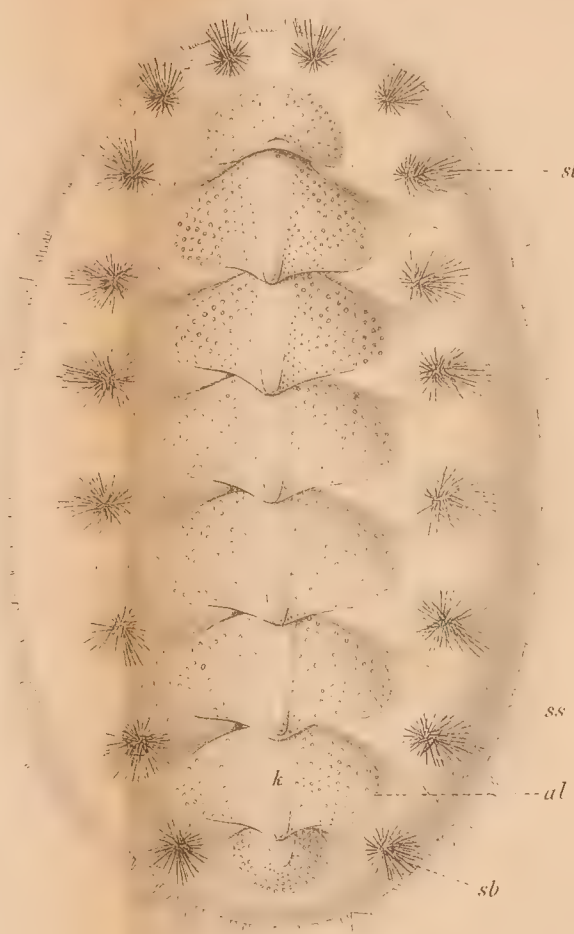


Fig. 5.

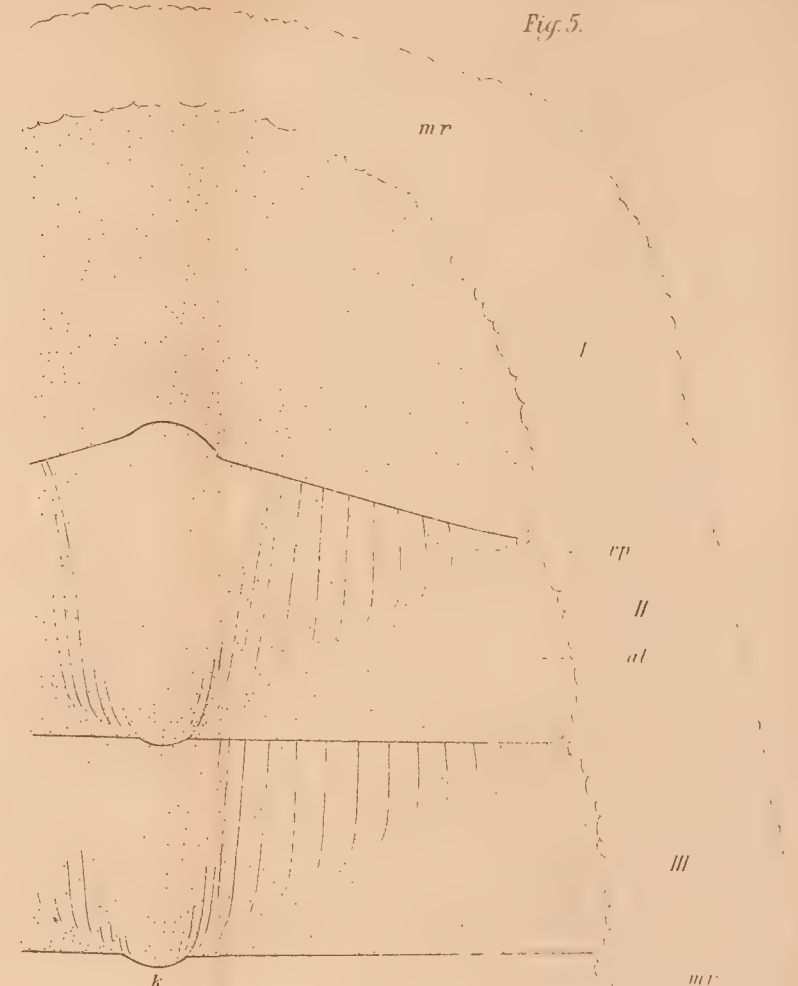


Fig. 2 (10x)

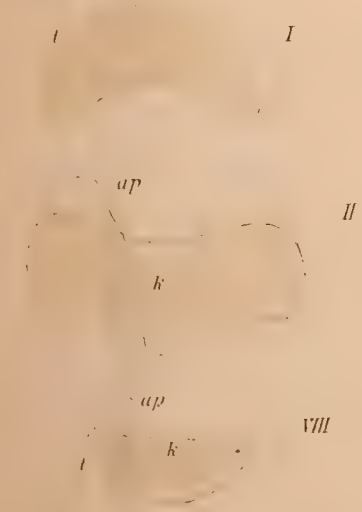
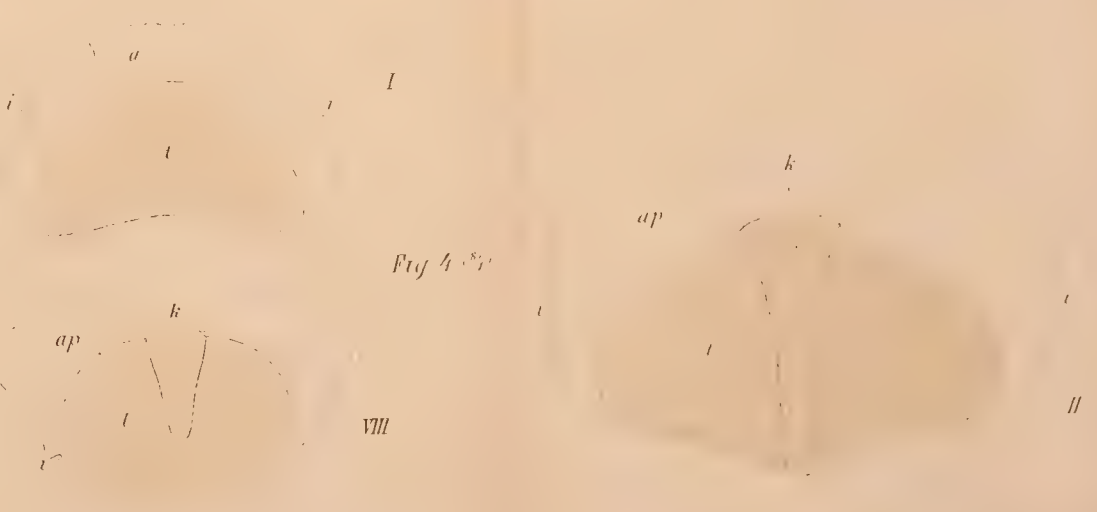


Fig. 3 (10x)



Fig. 4 (10x)







Fig

Fig. 9. <sup>1000</sup>

mk

sk

mi

fk

dz

mz

pl

t

sk

k

sk

mk

mi

mz

M

Fig. 12. <sup>1000</sup>

fk

dz

t

k

dz

fk

dz

f

zg

zg

f

fs

k

fs

k

Fig. 11. <sup>1000</sup>

Fig. 10. <sup>1000</sup>

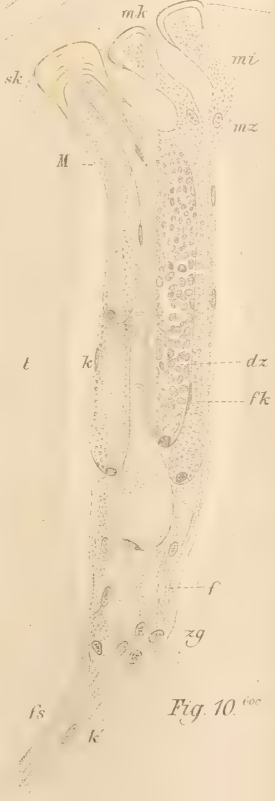
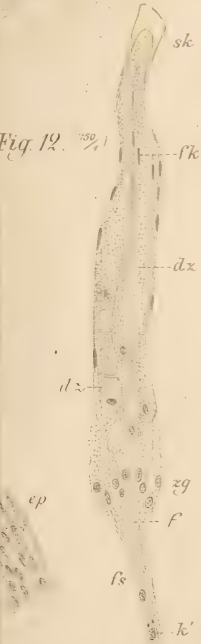
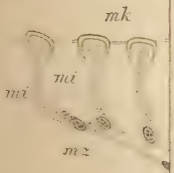
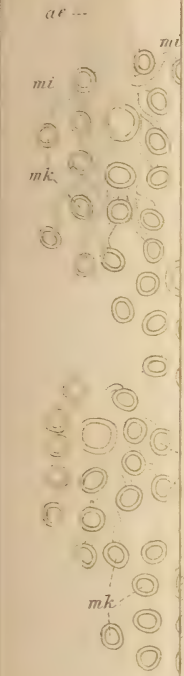




Fig 6. (300%)

*Fig 8* 100, 1

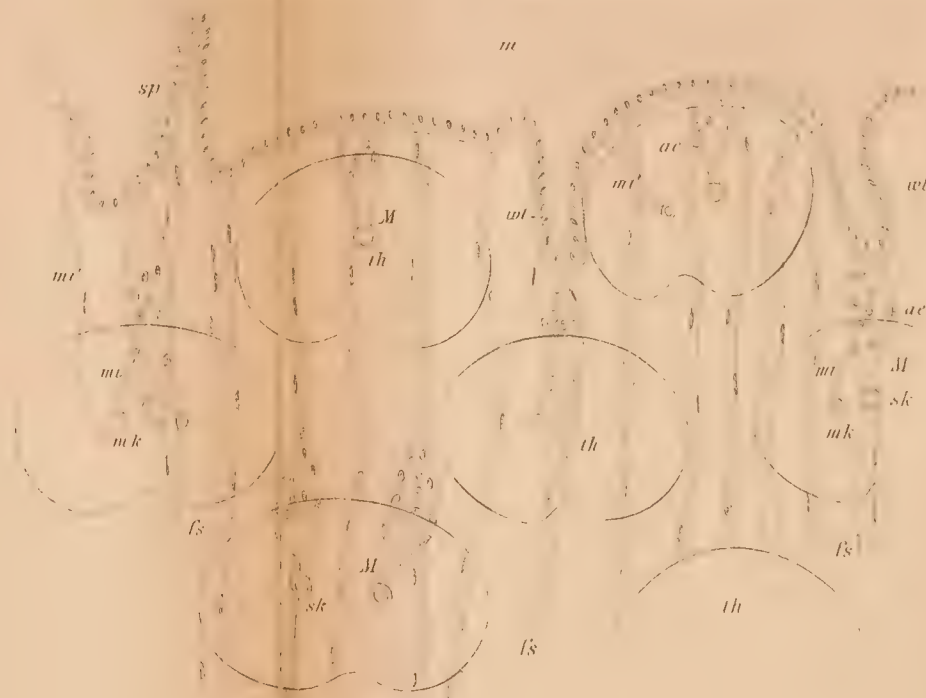
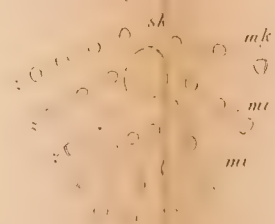


Fig 9

Fig. 7. 350.



*Fig 13* 3.50 per



Fig 12

Fig 10'





Fig. 15. (3.70x)

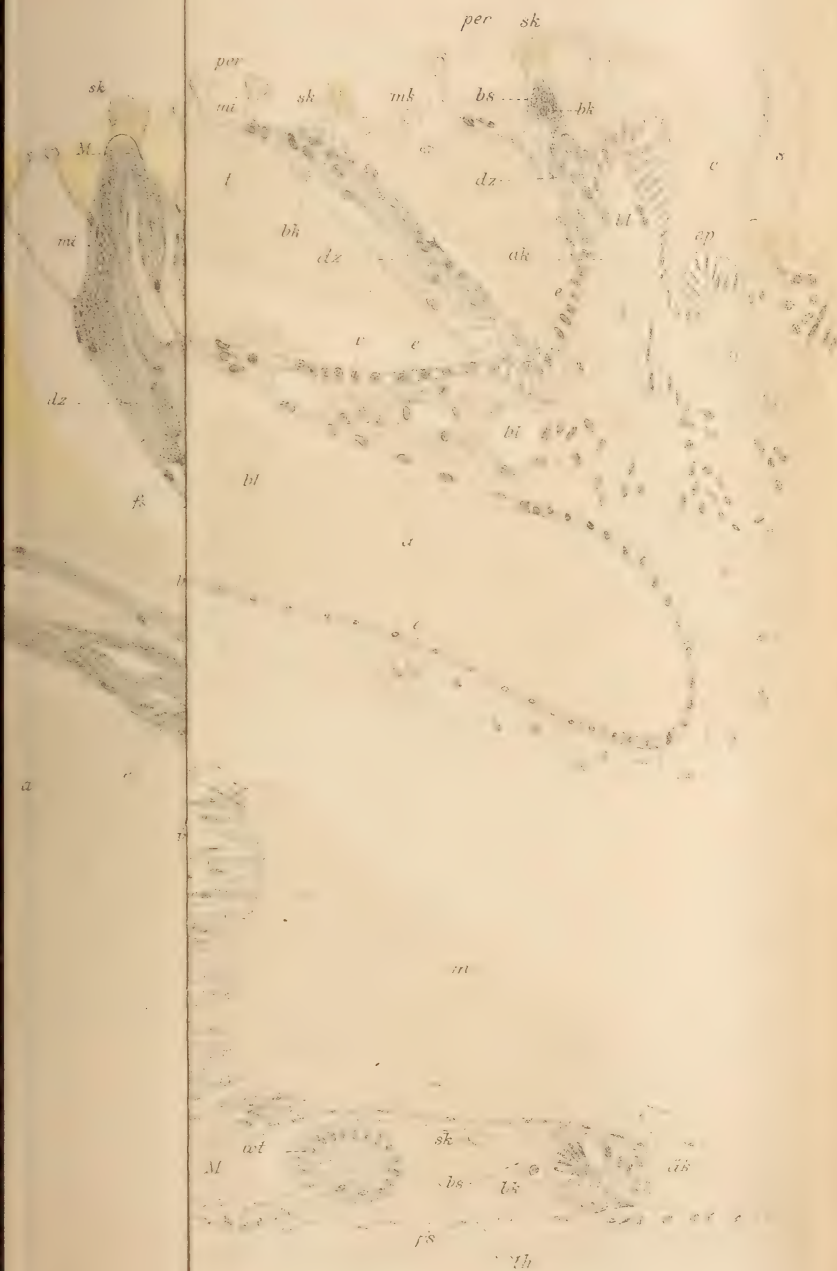






Fig. 14.



Fig. 15.





Fig. 19.

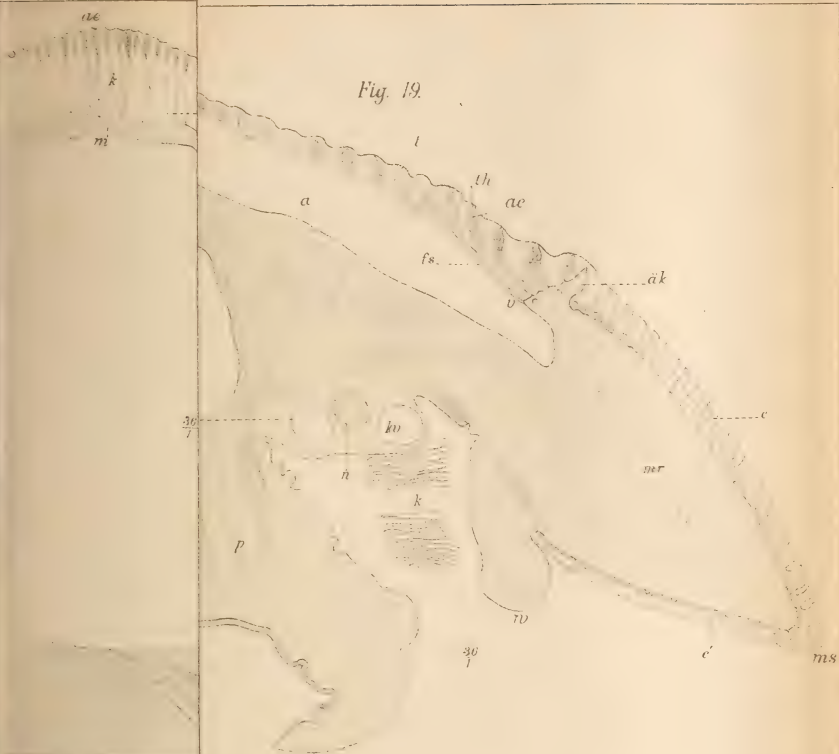
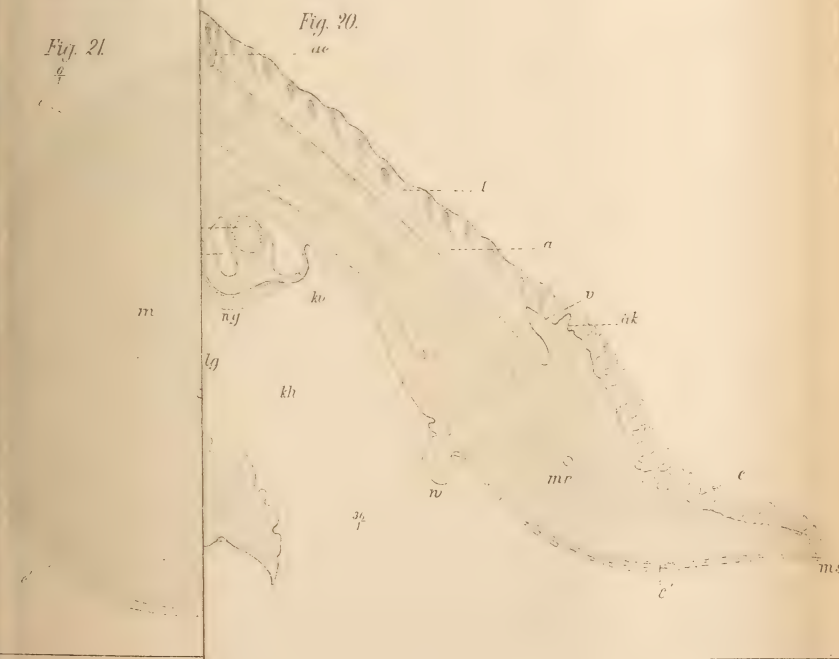


Fig. 21.

Fig. 20.







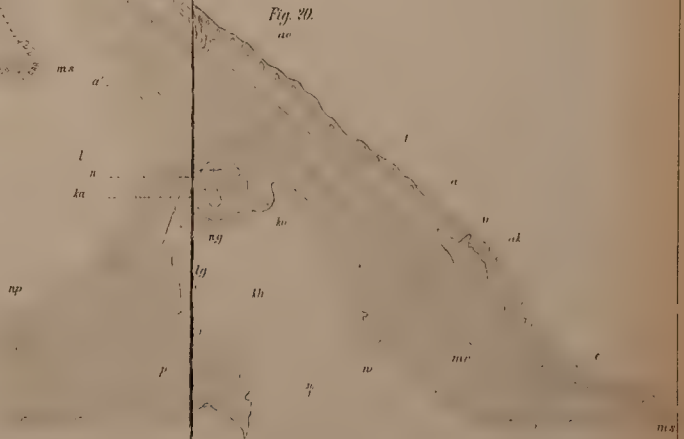






Fig. 23. (350<sub>h</sub>)

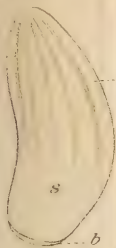


Fig. 24. (350<sub>h</sub>)

Fig. 25. (350<sub>h</sub>)

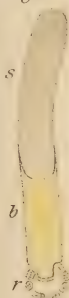


Fig. 29. (350<sub>h</sub>)



Fig. 30. (500<sub>h</sub>)



Fig. 31. (350<sub>h</sub>)



Fig. 32. (500<sub>h</sub>)





Fig. 23 (320 $\mu$ )

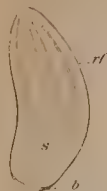


Fig. 26 (320 $\mu$ )

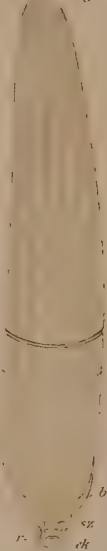


Fig. 27 (320 $\mu$ )

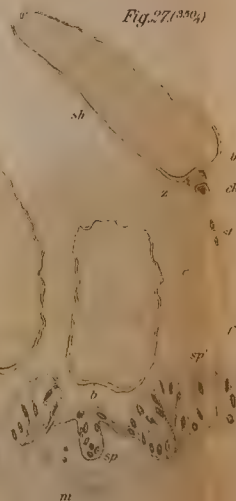


Fig. 24 (320 $\mu$ )

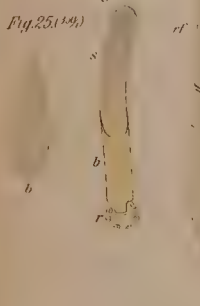


Fig. 25 (320 $\mu$ )

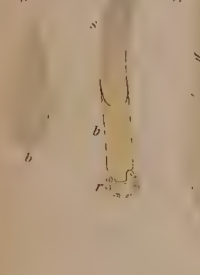


Fig. 36 (600 $\mu$ )



Fig. 35 (320 $\mu$ )



Fig. 28 (320 $\mu$ )

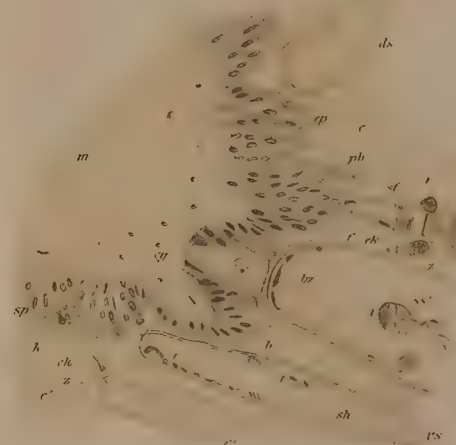


Fig. 29 (320 $\mu$ )



Fig. 30 (600 $\mu$ )



Fig. 34 (320 $\mu$ )



Fig. 32 (320 $\mu$ )



Fig. 33 (200 $\mu$ )

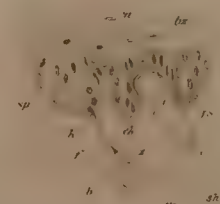
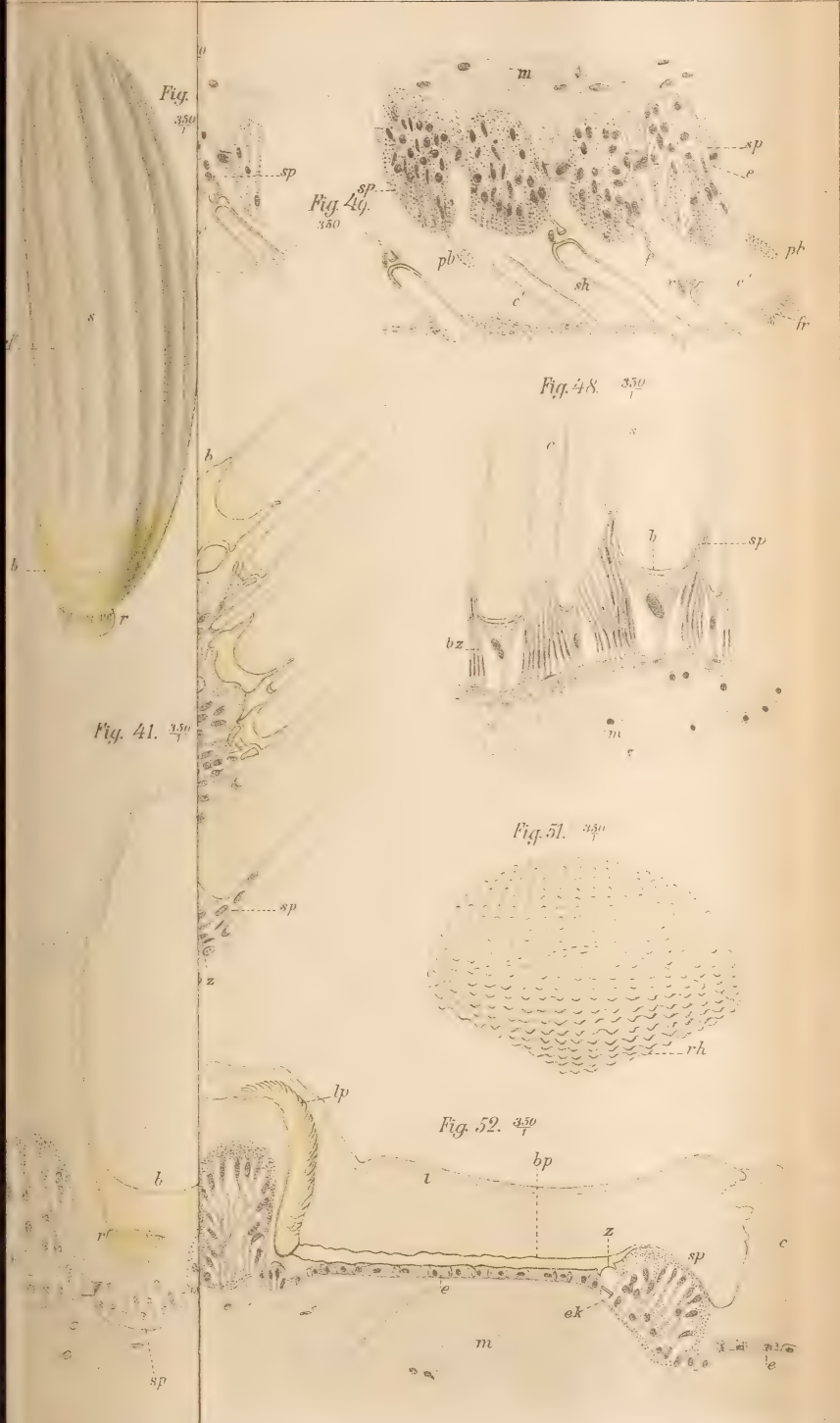


Fig. 31 (320 $\mu$ )













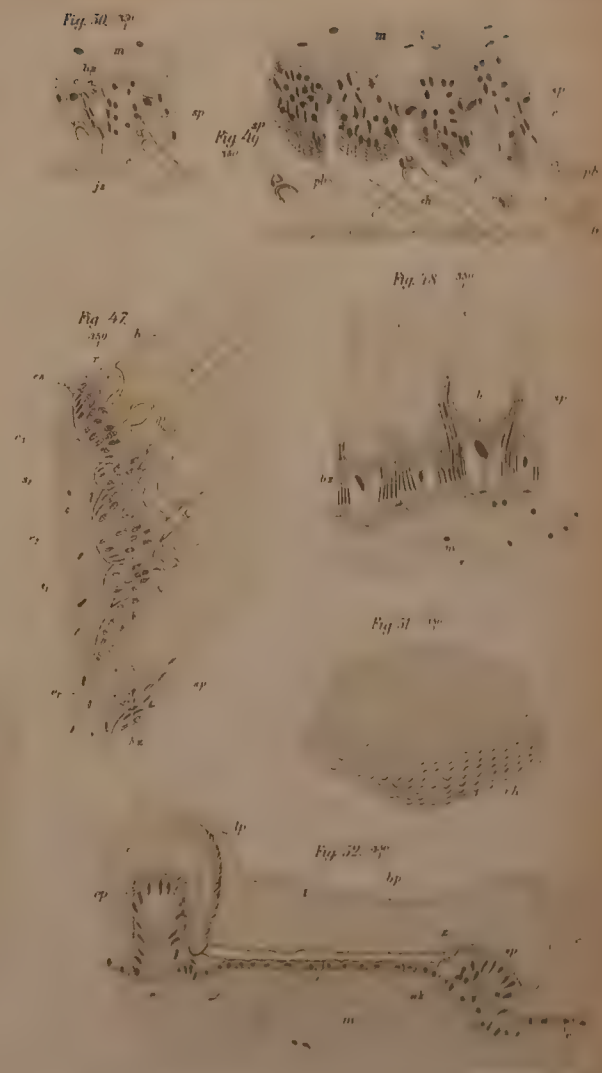




Fig. 55. (350<sub>μ</sub>)

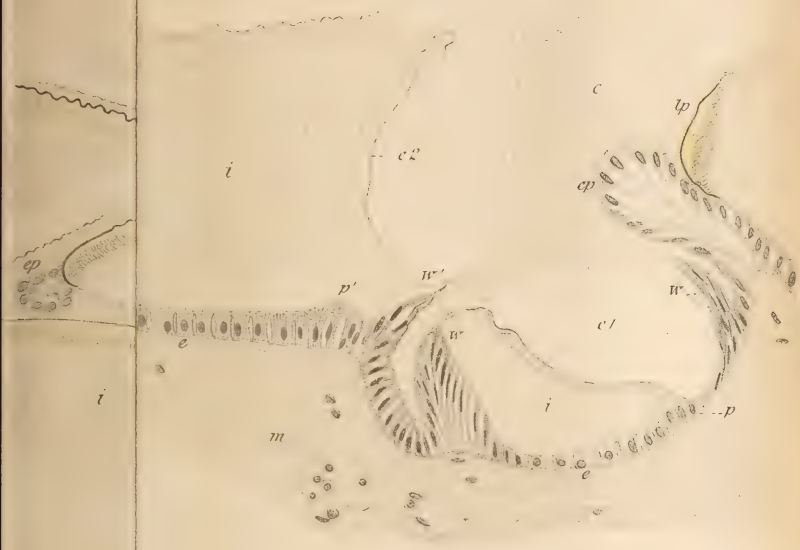


Fig. 56.

Fig. 56. (350<sub>μ</sub>)

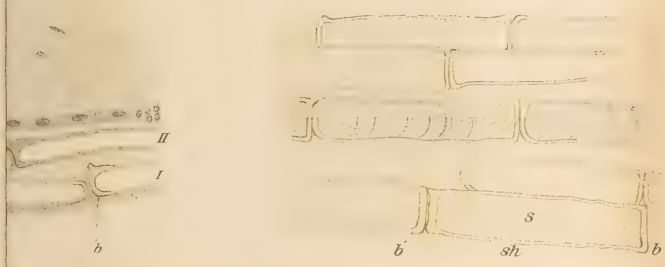


Fig. 58.

Fig. 62. (600<sub>μ</sub>)

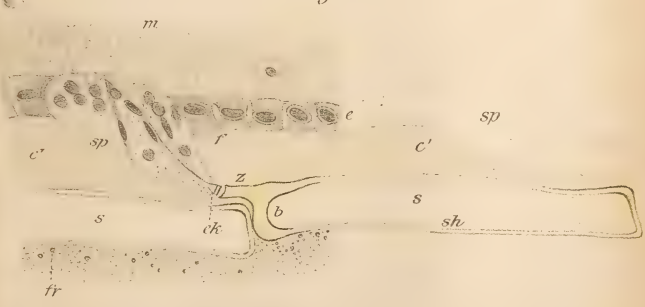






Fig. 53. (339.)



Fig. 54. (339.)



Fig. 55. (339.)



Fig. 57. (339.)

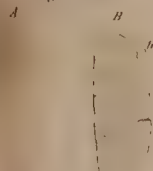


Fig. 59. (339.)



Fig. 60. (339.)



Fig. 58. (339.)



Fig. 61. (339.)

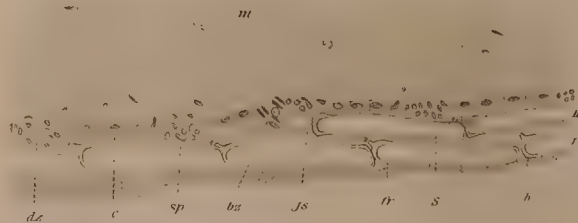


Fig. 66. (339.)



Fig. 63. (339.)

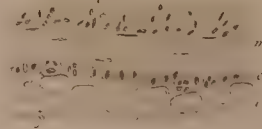


Fig. 62. (339.)

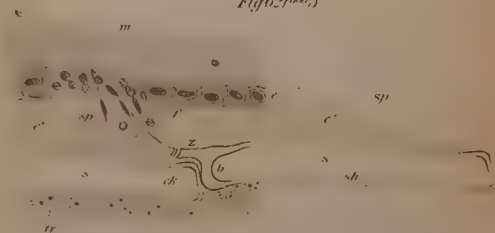








Fig. 76. (26/1)

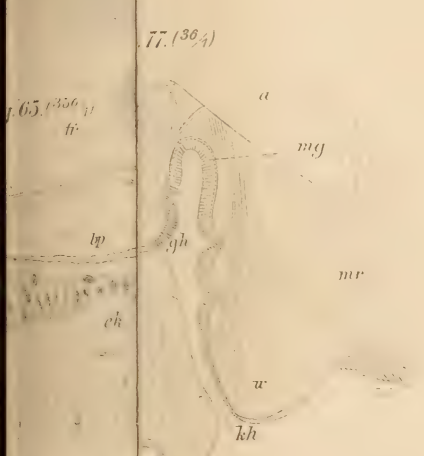


Fig. 77. (36/4)

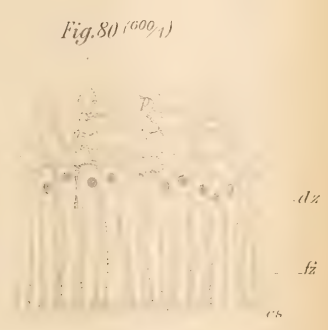


Fig. 80. (609/1)

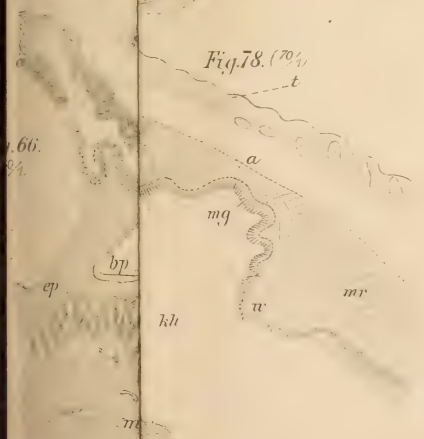


Fig. 78. (70/1)

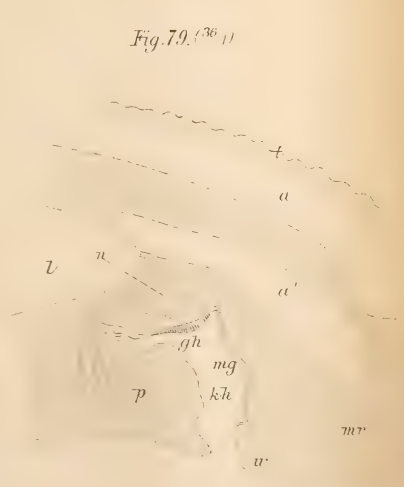
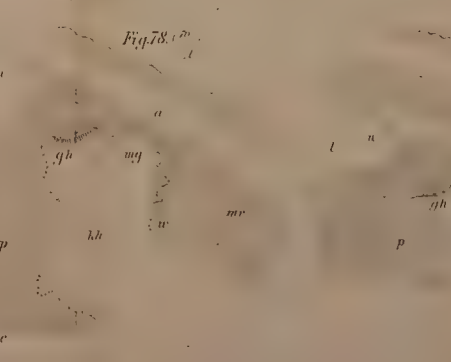
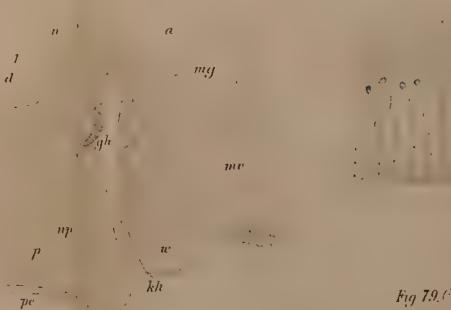
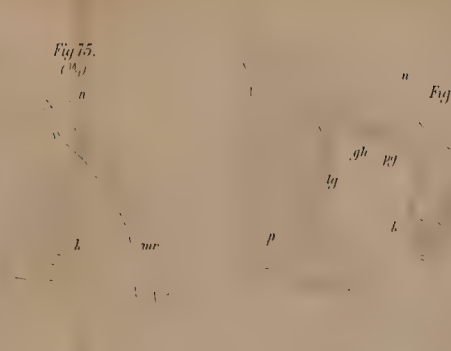
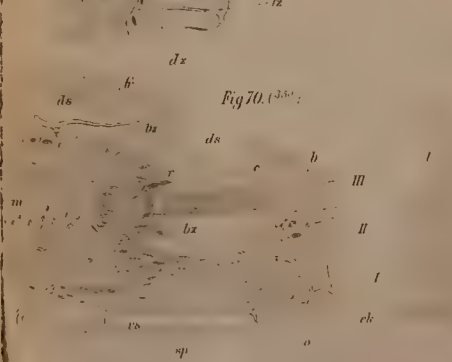
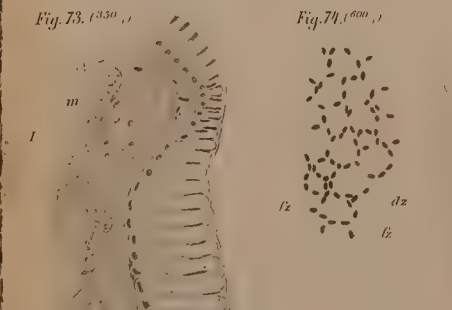
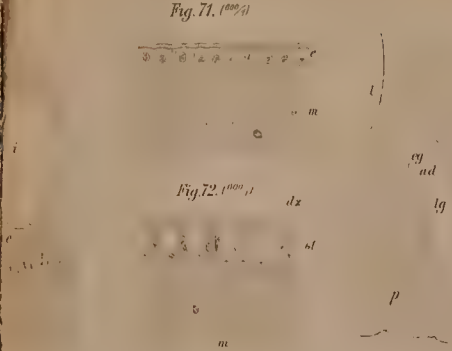
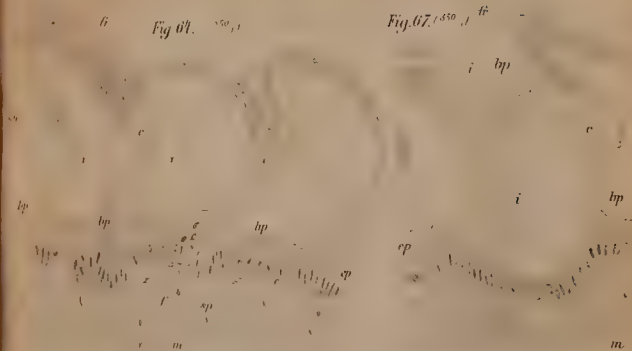


Fig. 79. (36/1)









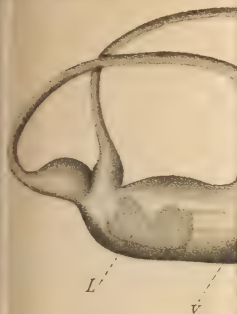


Fig. 1.

Fig. 3, S.



Fig. 3, A.



Lag.

Fig. 10, L.



Fig. 10, A.



Fig. 10, S.



Fig. 9.

Fig. 12, S.



Fig. 13, L.



Fig. 16, A.



Fig. 17, L.

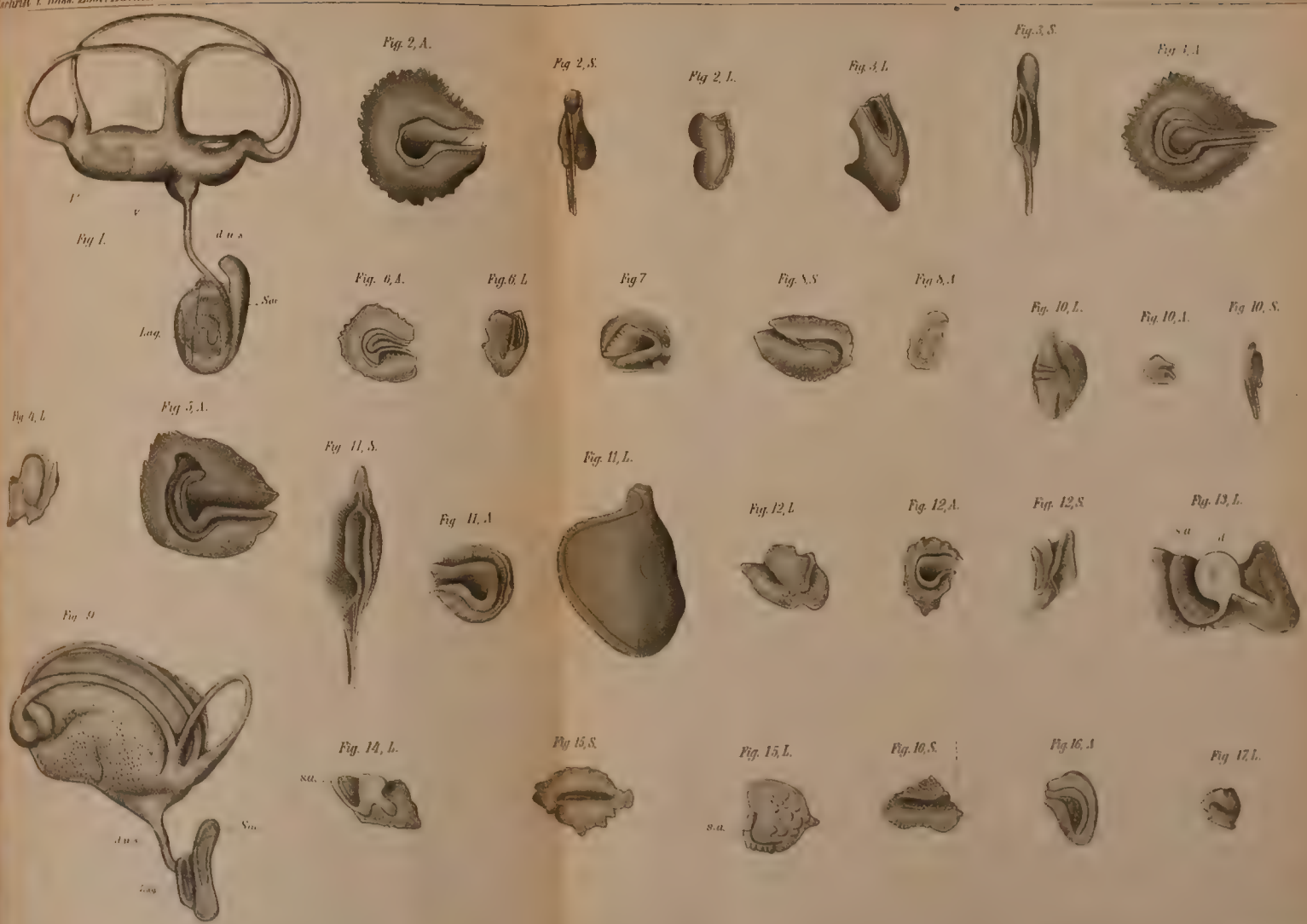


d.u.s. ....

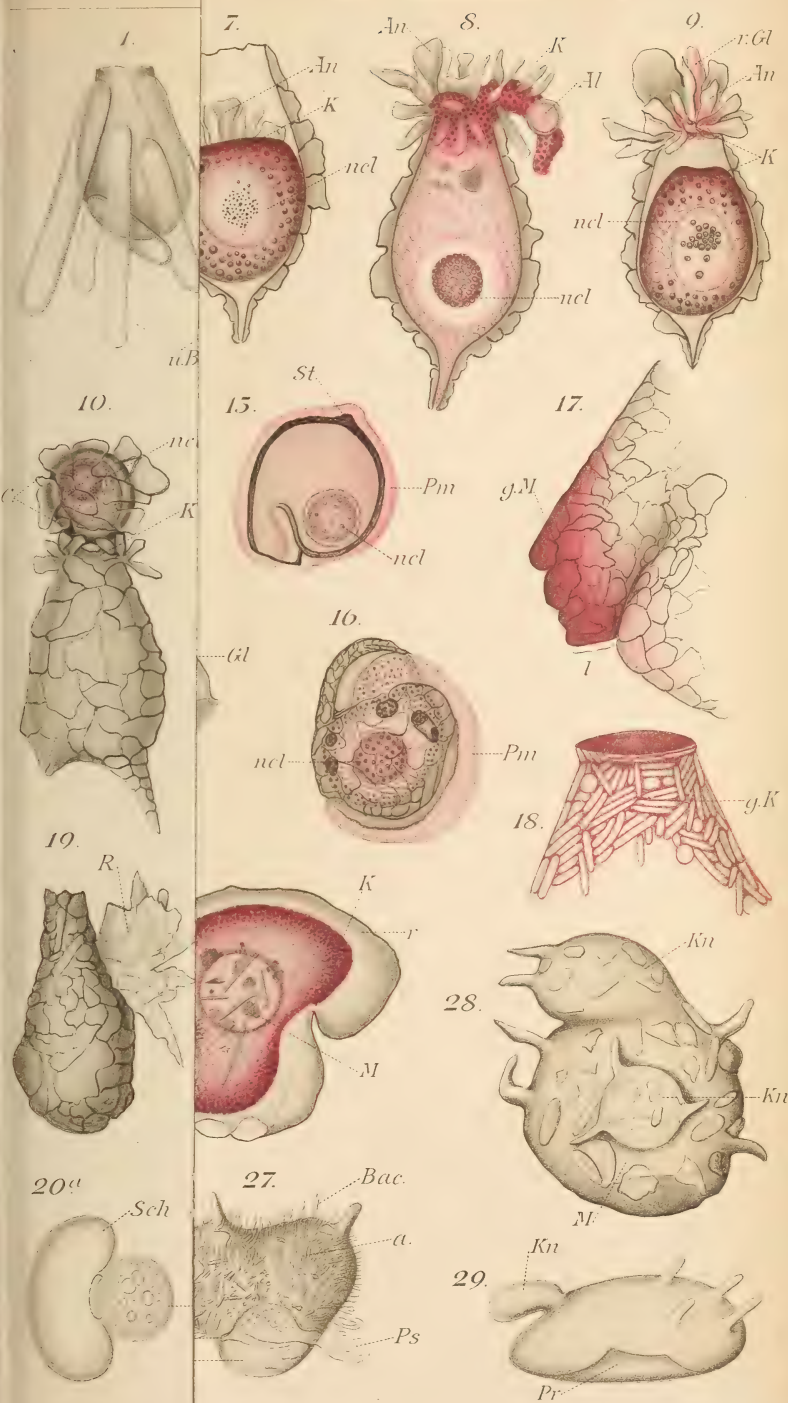
Lag..











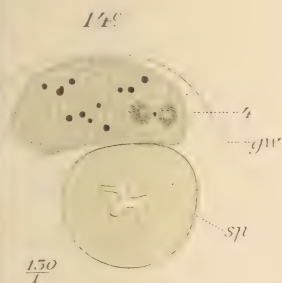
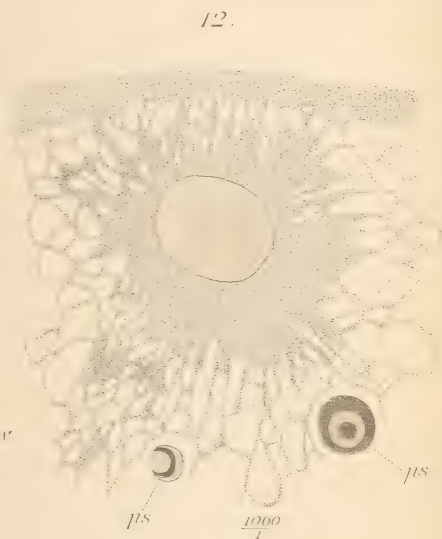
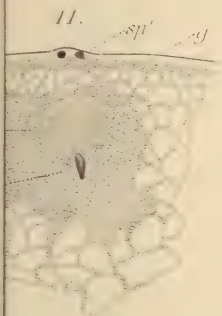
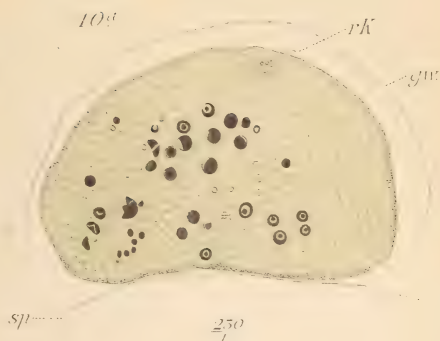
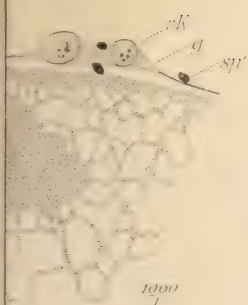




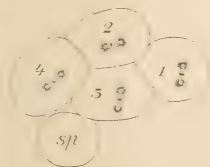








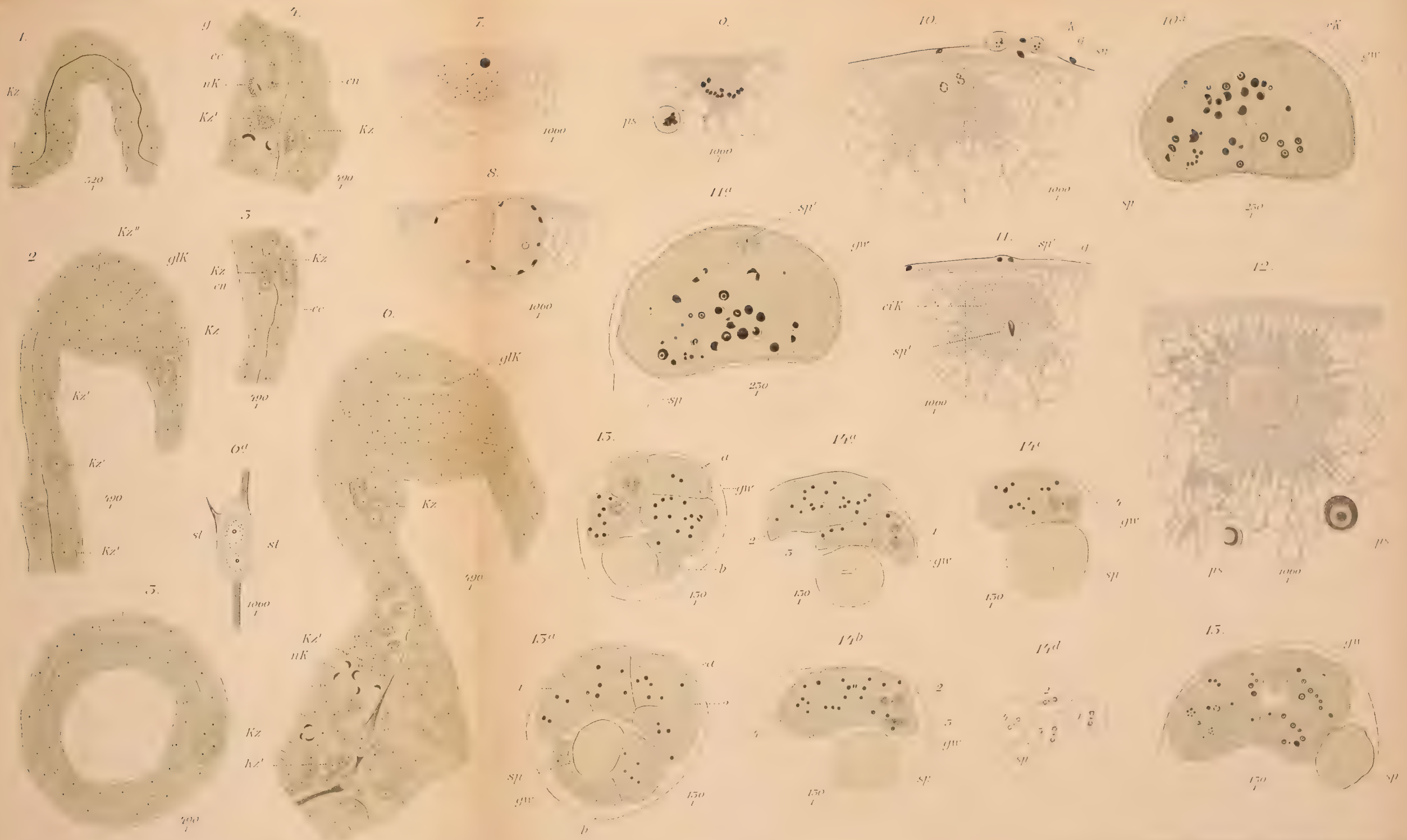
14d



15.



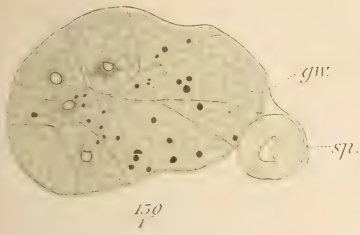








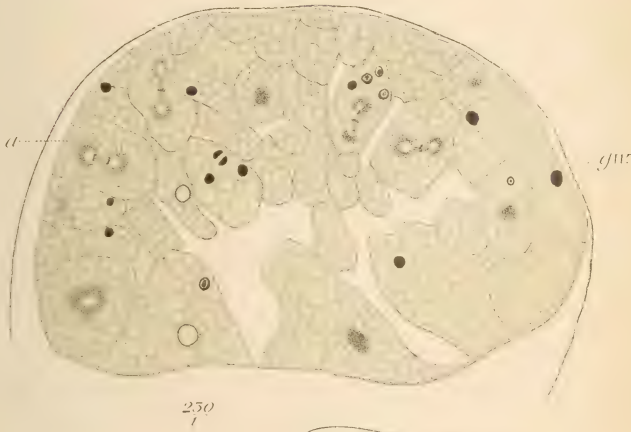
20.



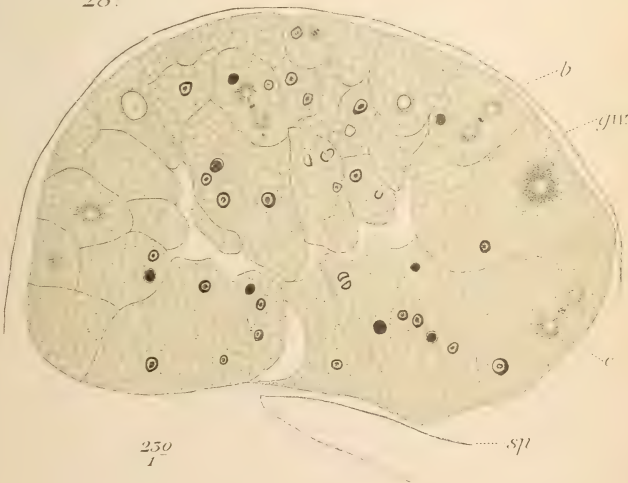
21.



28<sup>a</sup>



28<sup>b</sup>







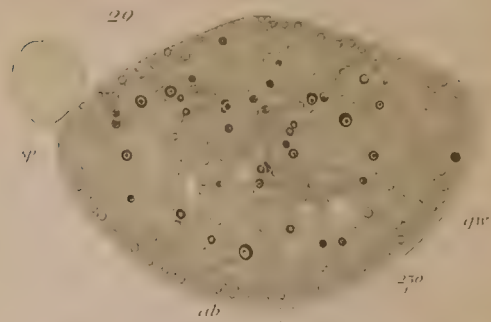




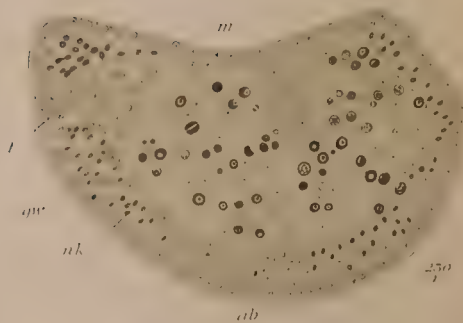




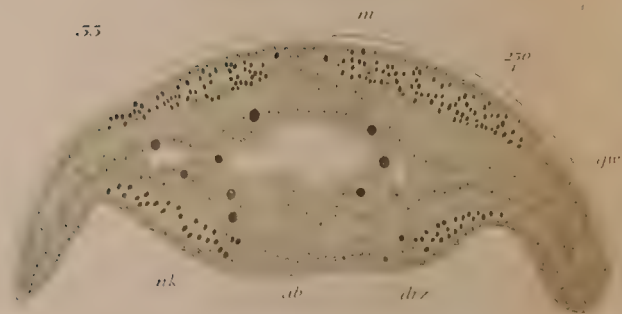




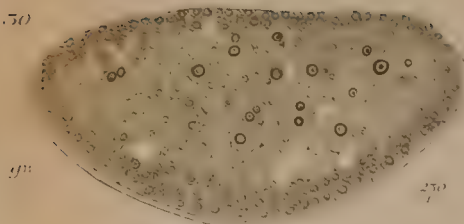
51 ab drz



55



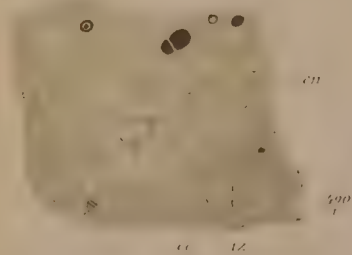
50



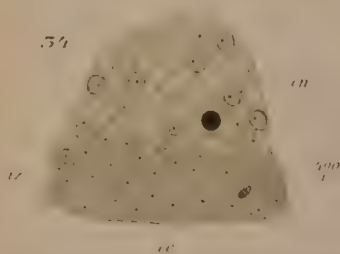
52.



53



54







A

Fig. 14.



Fl

Fig. 25.



Fig. 24.



Fig. 23.

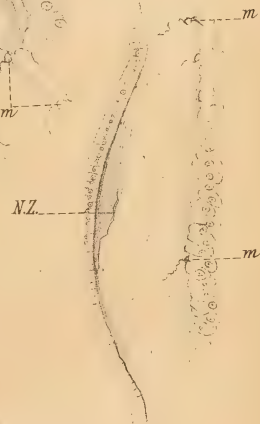


Fig. 20.



Fig. 18.

Fig. 21.

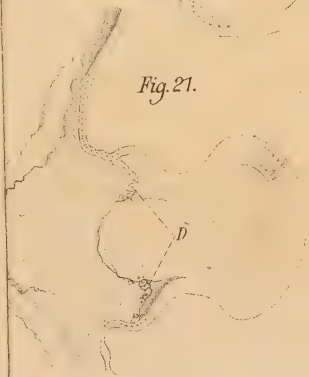
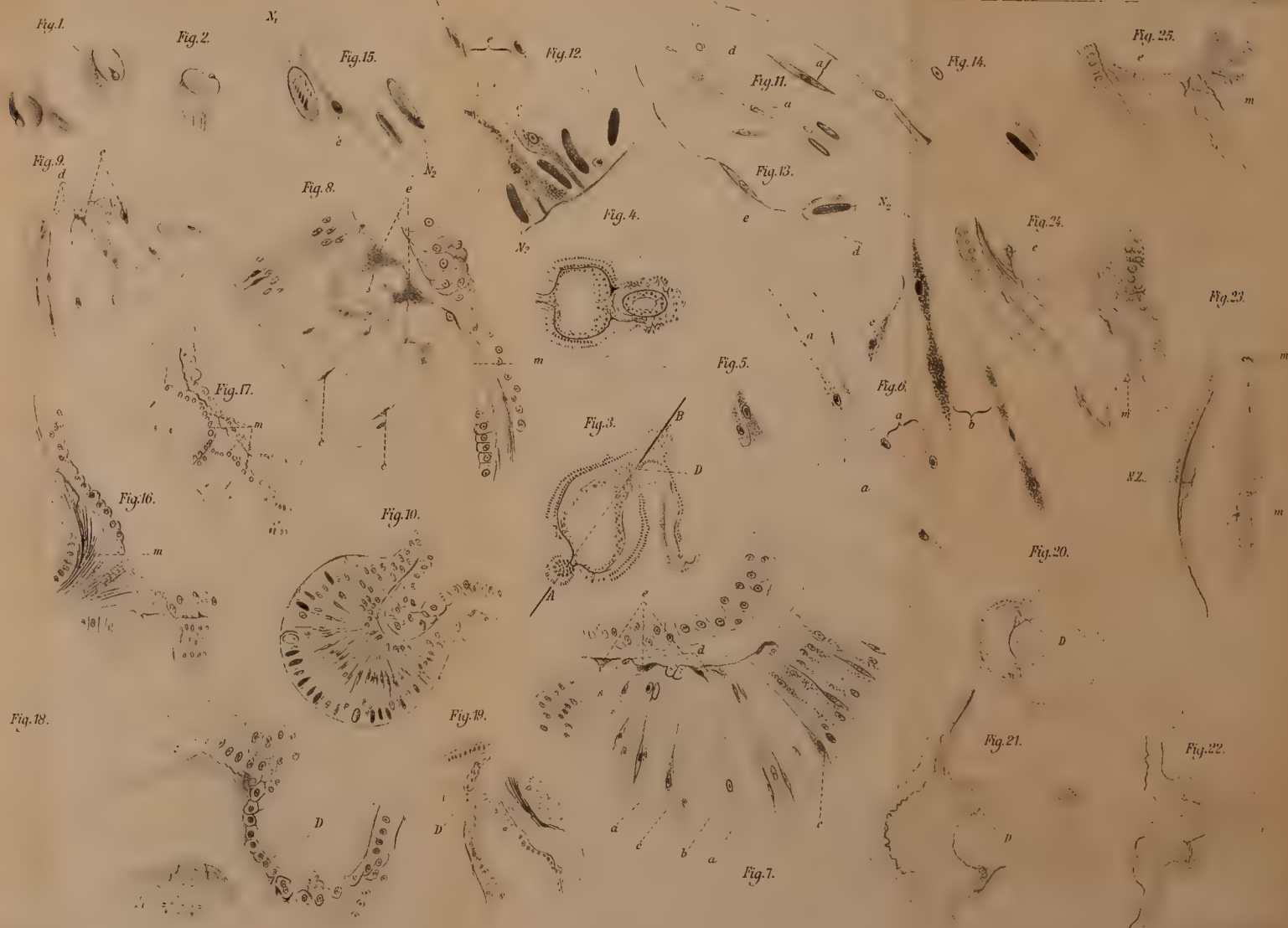


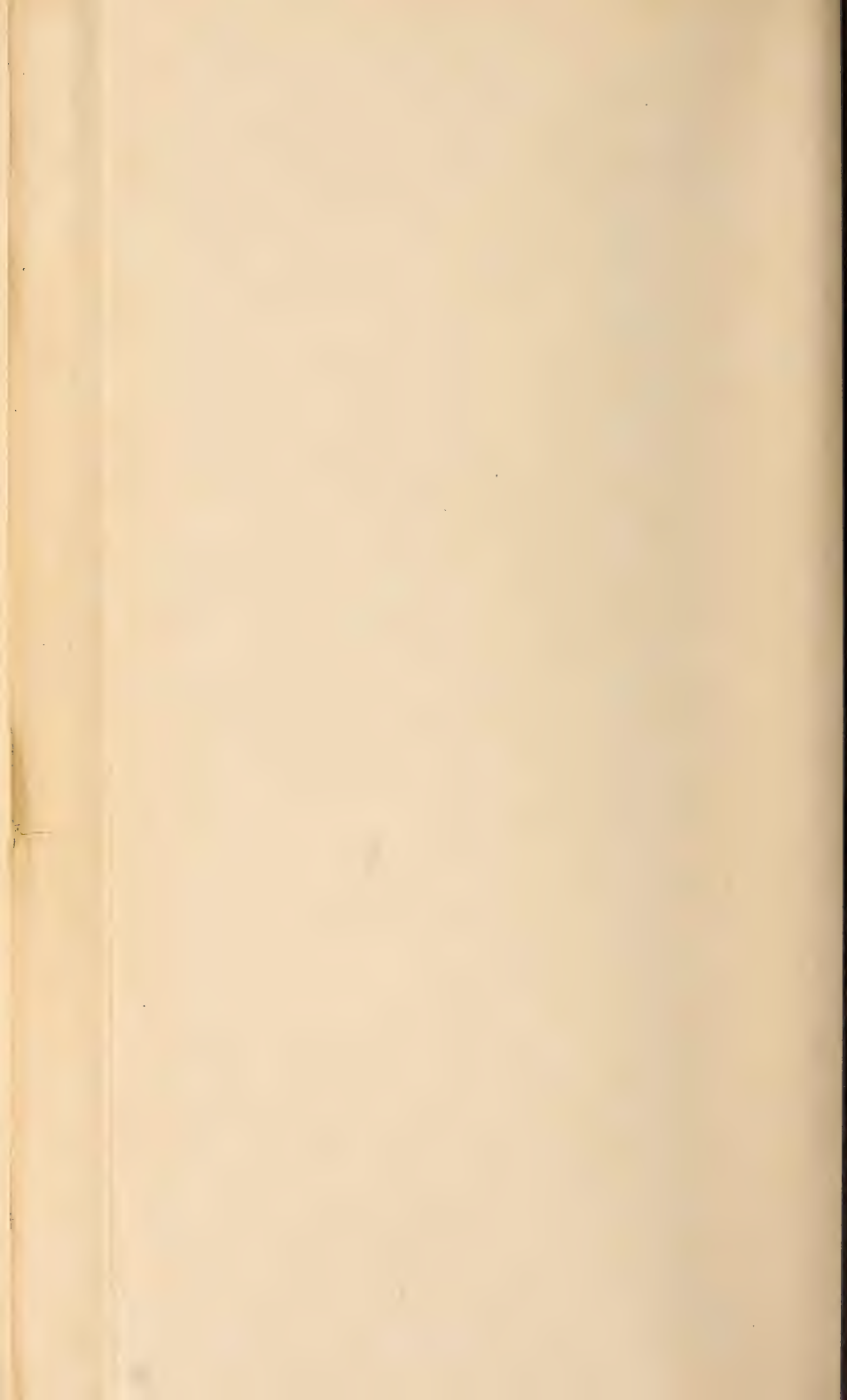
Fig. 22.











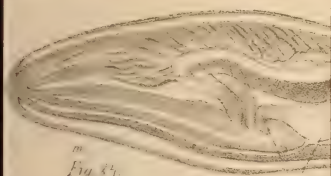


Fig. 19.



Fig. 25.

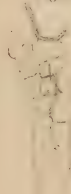


Fig. 26.



sh -

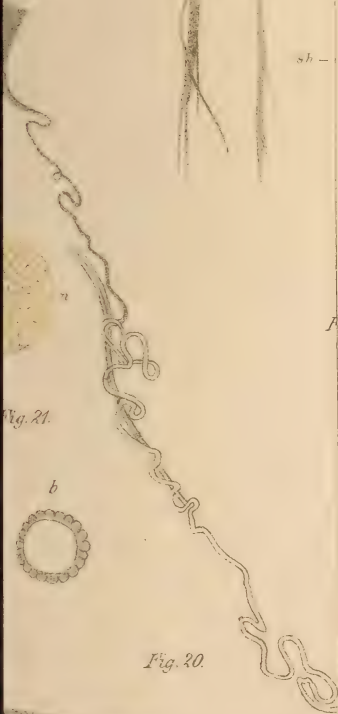
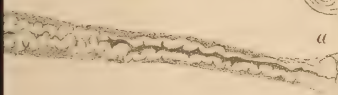


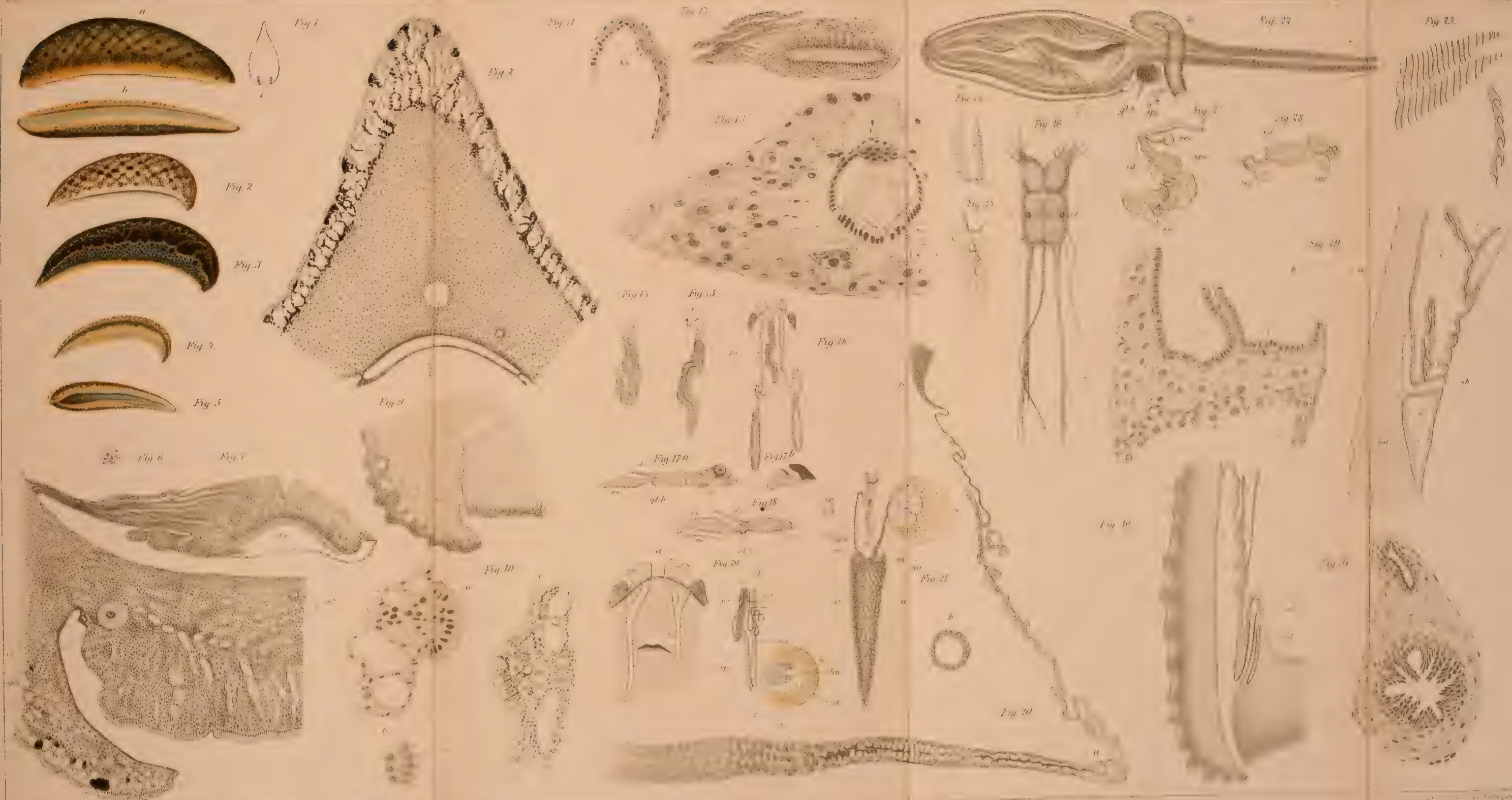
Fig. 20.



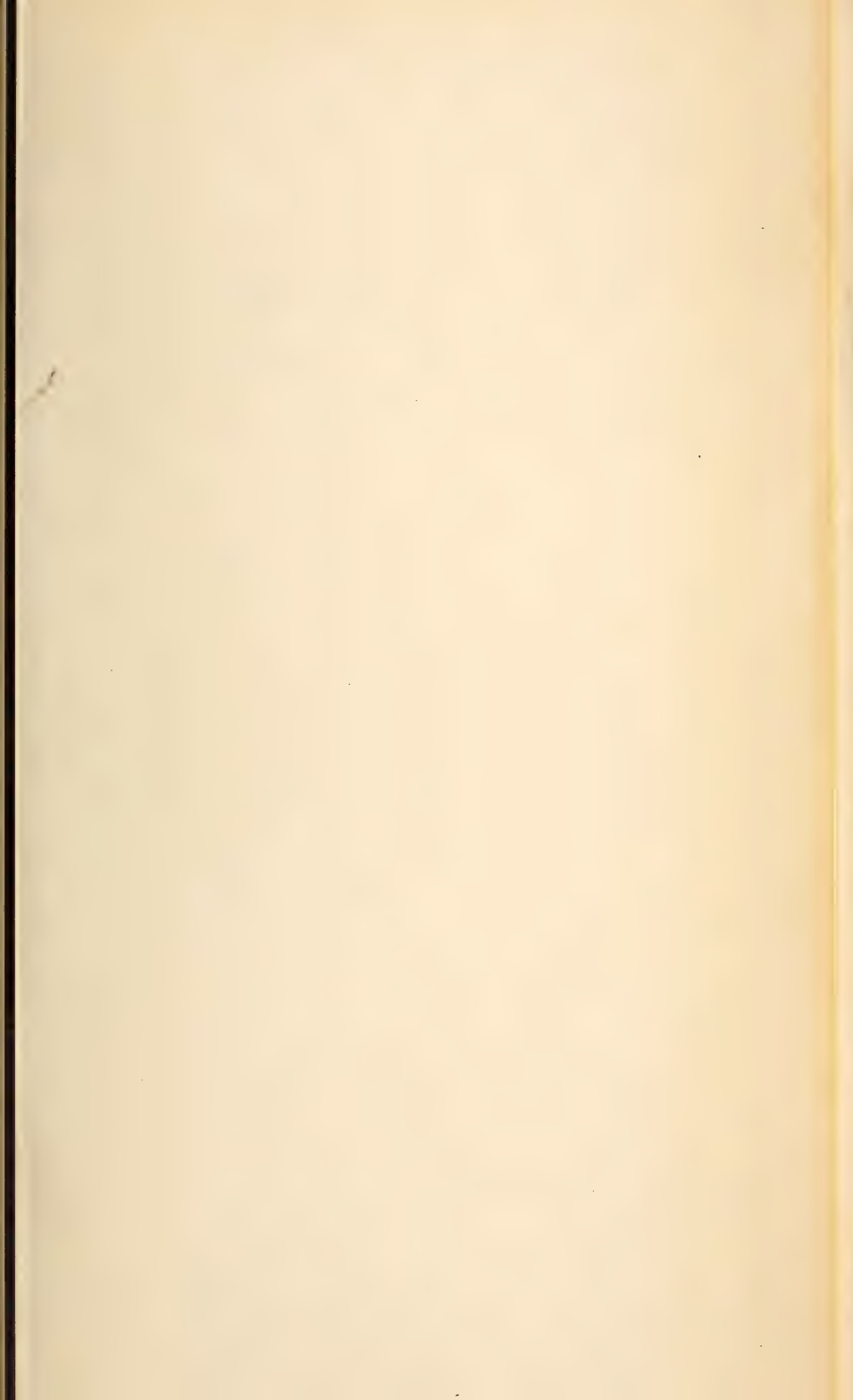
a





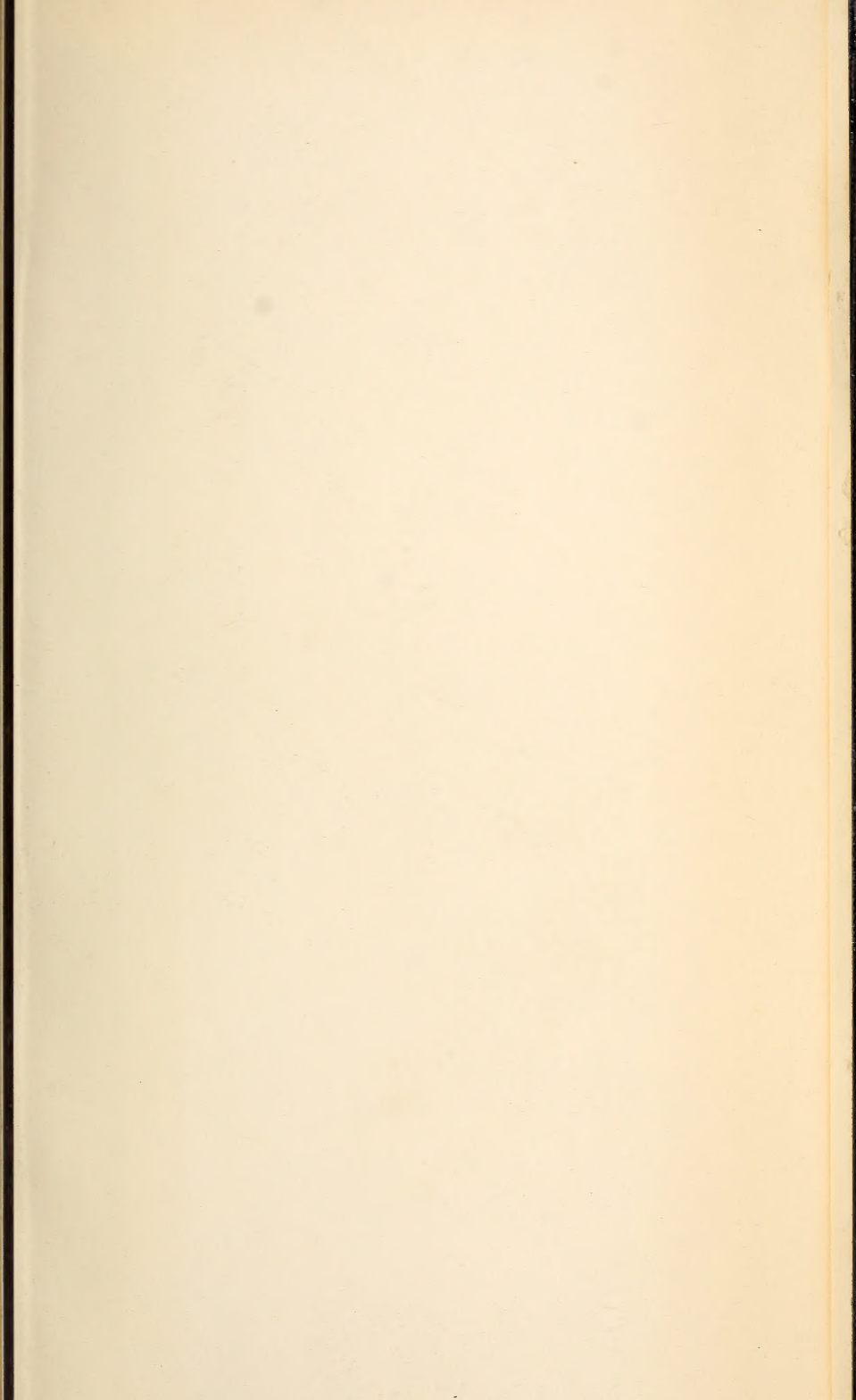


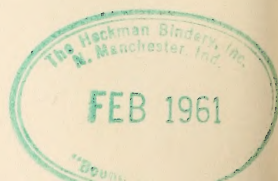




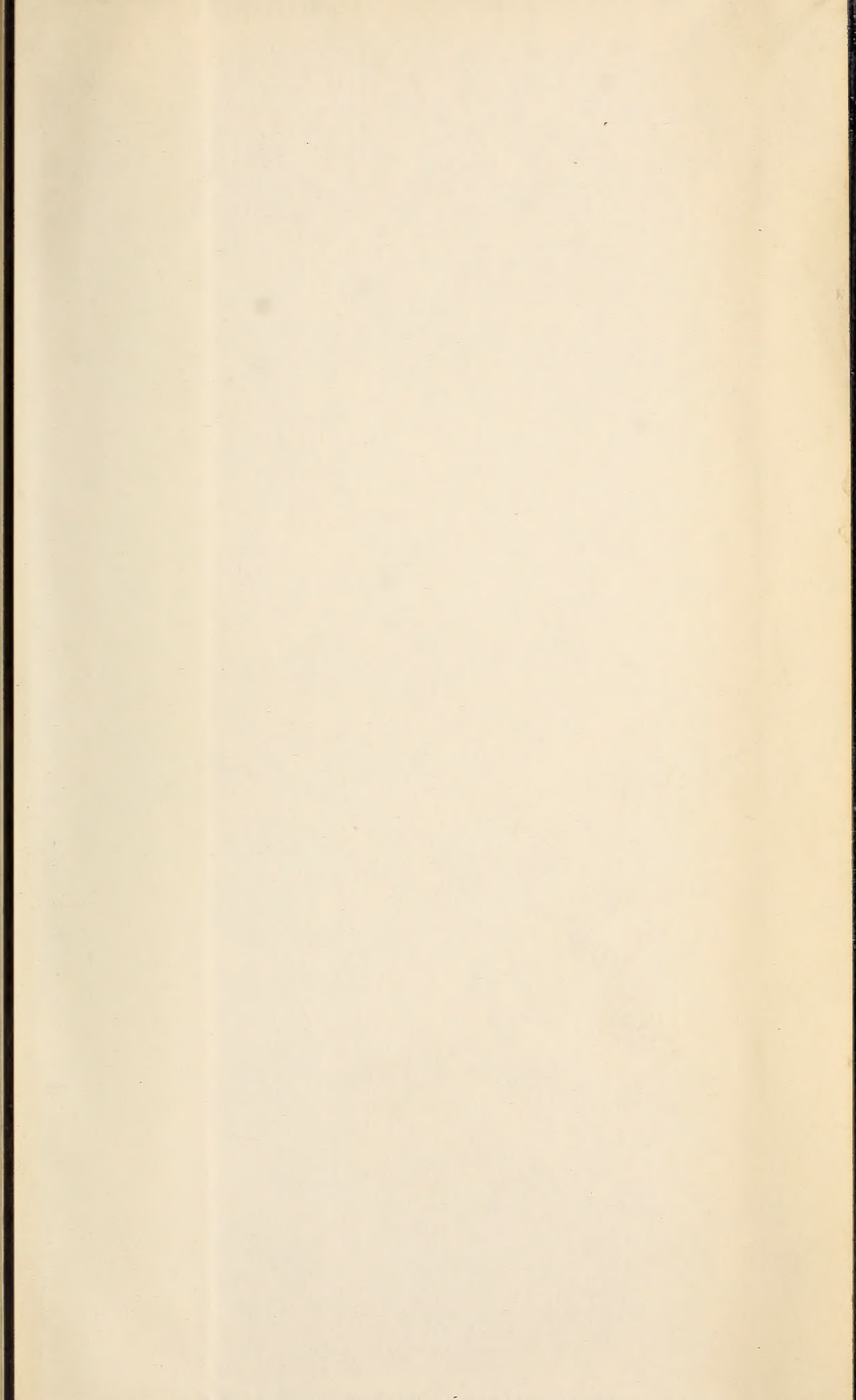












SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01316 5964